# DIE

# POSTEMBRYONALE ENTWICKLUNG

DER

# TREMATODEN.

---

INAUGURAL-DISSERTATION

DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

UNIVERSITÄT LEIPZIG

ZUR

ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE

VORGELEGT VON

**WILHELM SCHWARZE**

AUS HARBURG.

---

MIT EINER LITHOGRAPHISCHEN TAFEL.

LEIPZIG

WILHELM ENGELMANN

1885.

(Separat-Abdruck aus: Zeitschrift für wissensch. Zoologie. XLIII. Band.)

Zu den vielen Verdiensten, welche sich Swammerdam durch seine sorgfältigen und umfassenden Untersuchungen auf dem Gebiete der Zoologie erworben hat, ist auch die erste Auffindung und Beschreibung der Cerkarien zu rechnen.

In dem Zeitraum von 1738, wo jener Forscher seine Entdeckung in der Biblia naturae veröffentlichte, bis zum zweiten Jahrzehnt unseres Jahrhunderts wurde die Kenntnis jener Wesen nur sehr wenig gefördert. Die dürftigen Mittheilungen, welche wir bei O. F. Müller (Litteraturverzeichnis, 1), C. Eichhorn (2) und Anderen finden, sind weniger das Resultat systematischer Forschung, als vielmehr zufälliger Funde. Sie beschränken sich auf eine äußere Beschreibung und Unterscheidung der gefundenen Formen, welche man mit den Spermatozoen in einer Gattung »Cercaria« vereinigte und den Infusorien zurechnete. Erst Nitzsch (3) entfernte im Jahre 1817 aus dieser Gattung die nicht hineingehörigen Elemente und gab eine genauere Beschreibung der bis dahin bekannten Einzelformen. Auch war er der Erste, welcher die Ähnlichkeit zwischen Cerkarien und Distomen hervorhob.

Im folgenden Jahre (1818) entdeckte Bojanus (4) im Limnaeus stagnalis die belebten Schläuche, welche in ihrem Inneren eine Brut von Cerkarien (Cercaria echinata) enthielten, und er bezeichnete dieselben als »königsgelbe Würmer«.

Ferner wurde die Formenkenntnis auf diesem Gebiete bedeutend vermehrt durch die Untersuchungen v. Baer's (5).

Ehrenberg (6) versetzte die Gattung der Cerkarien, denen er eigenthümlicherweise noch die Spermatozoen zurechnete, endgültig aus dem Gebiete der Infusionsthierchen zu den Distomen.

Es muss uns überraschen, dass, trotzdem die Ähnlichkeit zwischen Cerkarien und Distomen schon seit Nitzsch anerkannt war, keiner der bisher erwähnten Forscher den Versuch machte, die Natur der Beziehungen zwischen jenen beiden Gruppen klar zu stellen. Wir haben in diesem befremdenden Umstande jedenfalls die Wirkung der in jener Zeit herrschenden Theorie von der Urzeugung zu sehen, welche auf so vielen Gebieten unserer Wissenschaft der Forschung hemmend in den Weg trat.

Den ersten wesentlichen Fortschritt in Bezug auf die Kenntnis der Trematodenlarven verdanken wir Mehlis (31), welcher im Jahre 1831 die Entdeckung machte, dass die Eier mancher Distomen einen infusorienartigen, mit einem Flimmerkleide ausgestatteten Embryo enthielten.

Diese Entdeckung wurde bestätigt und ergänzt durch v. Siebold (7, p. 77), welcher in dem infusorienartigen Embryo von Monostomum mutabile ein den »königsgelben Würmern« des Bojanus ähnliches Gebilde erkannte.

Epochemachend für die Trematodenforschung wurde sodann die Arbeit Steenstrup's »Über den Generationswechsel oder die Fortpflanzung und Entwicklung durch abwechselnde Generationen« (1842), in welcher der berühmte Gelehrte gerade die Distomen zur Demonstration der von ihm aufgestellten Gesetze benutzte.

Sein Werk gab den ferneren Untersuchungen auf diesem Gebiete Richtung und Ziel, denn mit wenigen Ausnahmen zeigen alle seither über die Jugendformen der Distomen erschienenen Arbeiten die Tendenz, die Beziehungen dieser Jugendformen unter einander und zu den Geschlechtsthieren festzustellen.

Hierher gehören die Untersuchungen von Dujardin (8), van Beneden (9), de Filippi (10), de la Valette St. George (11), Moulinié (12), Wagner (13) und Pagenstecher (14), so wie aus neuerer Zeit die Untersuchungen Leuckart's über die Entwicklungsgeschichte des Leberegels (16), welche für die Wissenschaft und das praktische Leben eine gleich hohe Bedeutung haben. Einen abweichenden Standpunkt vertritt Diesing in seinem »Systema Helminthum«. Mit vollständiger Ignorirung der bis dahin über die Entwicklung der Trematoden bekannt gewordenen Thatsachen fügt er die Cerkarien als selbständige Gruppe seinem System ein und theilt sie nach rein äußerlichen Merkmalen in eine Anzahl von Tribus, Subtribus und Arten, von denen die meisten einer wohlverdienten Vergessenheit anheimgefallen sind. Späterhin hat auch dieser Forscher die Zusammengehörigkeit der Cerkarien und Distomen anerkannt (Wiener Sitz.-Berichte).

Aus der neueren Zeit haben wir nur ein umfangreicheres Werk über Trematodenlarven und zwar von dem italienischen Gelehrten Ercolani (17). Dasselbe steht in Bezug auf Tendenz, so wie Untersuchungs- und Darstellungsweise einzig innerhalb der Trematodenlitteratur da. Sein Ziel ist, wie man schon aus dem Titel »Dell' Adattamento Della Specie All' Ambiente« entnehmen kann, nachzuweisen, dass aus einer und derselben Larvenform durch Anpassung an verschiedene Wirthe oder an verschiedene Organe desselben Wirthes ganz verschiedene Trematoden entstehen.

Wenn man auch innerhalb gewisser Grenzen die Richtigkeit dieses Princips anerkennen muss, zumal da wir uns phylogenetisch die Entstehung differenter Formen aus einer Urform durch Anpassung der letzteren an verschiedene Wirthe vorstellen müssen, so scheint doch Ercolani nach unseren bisherigen Erfahrungen dieses Princip in viel zu weitgehendem Maße in Anspruch genommen zu haben. So will er z. B. aus einer in den Kaulquappen vorkommenden Larvenform (Cerc. armata?) durch künstliche Überführung in Frosch, Ringelnatter und Maus drei vollständig verschiedene Trematoden gezüchtet haben (17, II, p. 62—63), von denen er die Ringelnatter-Form als Distomum signatum bezeichnet, während die Maus-Form eine neue Species darstellen soll. Er schließt den Bericht über dieses Kunstprodukt mit den Worten: Questa nuova forma di Distoma artificialmente ottenuta potrebbe chiamarsi »Distoma muris e Cercaria armata«.

Dem gegenüber habe ich, in Übereinstimmung mit Pagenstecher (14), durch oft wiederholte Fütterungsversuche festgestellt, dass die Cerc. armata sich normaler Weise in der Rana esculenta zum Distomum endolobum entwickelt. Eine Verfütterung der betreffenden Cysten an Rana temporaria gab nur selten ein günstiges Resultat. Wenn nun schon die Anpassungsfähigkeit dieser Cerkarie nicht ausreicht, um dieselbe in den beiden nahe verwandten Froscharten zur gleich vollständigen Entwicklung kommen zu lassen, wie viel unwahrscheinlicher ist es sodann, dass sie sich an so verschiedene Wirthe wie Frosch, Ringelnatter und Maus anpassen sollte. Den schon von de la Valette (11) im Jahre 1857 festgestellten Unterschied zwischen Cerc. armata und Cerc. ornata kennt der Verfasser nicht, wie er denn überhaupt die vorhandene Litteratur nur sehr wenig berücksichtigt. Einen Begriff von dem Werthe seiner Untersuchungen bekommt man leicht durch eine Betrachtung der Darstellungen, welche er von Dist. endolobum und Dist. clavigerum aus dem Darm des Frosches giebt.

Trotzdem bereits durch Pagenstecher (14) die Unterschiede dieser beiden Arten derart festgestellt sind, dass man sie schon bei ganz

schwachen Vergrößerungen leicht erkennt, weiß der Verfasser dieselben doch nicht zu unterscheiden; wenigstens ist die Form, welche er in Fig. 27 als Dist. endolobum abbildet, offenbar ein Dist. clavigerum, während die in Fig. 30 als Dist. clavigerum dargestellte Form umgekehrt alle Kennzeichen des Dist. endolobum trägt. Unter den in Fig. 20—24 dargestellten, noch nicht völlig entwickelten Distomen ist eines (Fig. 20) mit drei Hoden (!), aber ohne Ovarium; das zweite mit Cirrhusbeutel, aber ohne irgend eine Keimdrüse; das dritte (Fig. 22) mit Penis und einigen Eiern, aber ohne Ovarium und Hoden; endlich das vierte mit drei Hoden und Eiern, aber ohne Ausführungsapparat und Eierstock dargestellt (s. Erklärung der Tafeln, p. 97). In Wirklichkeit sind bei den erwähnten Distomen gleich nach Verlassen der Cyste ausnahmslos zwei Hoden, ein Eierstock und der Cirrhusbeutel leicht nachweisbar. Es ist erklärlich, dass Ercolani nur auf Grund derartiger ungenauer Untersuchungen die vermeintlichen Beweise seiner phantastischen Hypothesen liefern konnte.

Wie oben bereits erwähnt wurde, verfolgen die meisten der seit Steenstrup's Entdeckung erschienenen Arbeiten das Ziel, die Lebensverhältnisse der Larvenformen und ihre Beziehungen zu den ausgebildeten Cerkarien festzustellen.

So viel in dieser Hinsicht geleistet ist, so wenig ist bisher die histologische Struktur und Entwicklung der Cerkarien berücksichtigt.

Außer einer Arbeit E. Ziegler's über Bucephalus und Gasterostomum (18), so wie einer Notiz Biehringer's über die Struktur der Hautschicht bei den Cerkarien (19), fand ich in dieser Beziehung nichts vor.

Die Arbeit Ziegler's, in welcher allerdings die Entwicklung der Cerkarien nicht berücksichtigt ist, kam mir erst zu Händen, nachdem ich bereits das Resultat meiner Untersuchungen niedergeschrieben hatte, und ich bin erfreut, eine Übereinstimmung unserer Resultate in vielen wesentlichen Punkten konstatiren zu können. Mit dem Bau der Redien und Sporocysten werden wir durch die schon erwähnten Arbeiten Leuckart's (16) und Biehringer's (19) bekannt gemacht.

Über die histologische Struktur und Entwicklung der Embryonen haben Leuckart (16) und Schauinsland (20) ausführlichere Untersuchungen veröffentlicht.

Die Vernachlässigung der Cerkarien-Histogenese muss um so mehr auffallen, da auf den meisten anderen Gebieten des Thierreichs die Klarstellung der histologischen Entwicklung das Hauptziel der heutigen Forschung bildet. Auch konnte nur die Histogenese der Cerkarien Aufschluss geben über die Natur mancher Gewebssysteme bei den ausgebildeten

Trematoden, besonders der Hautschicht und des Mesenchyms, über welche bisher fast jeder Forscher seine besondere Ansicht hatte.

Von diesen Erwägungen ausgehend, nahm ich im Juni 1884 den Rath des Herrn Geheimrath Prof. Dr. R. Leuckart, die histologische Entwicklung der Cerkarien zu untersuchen, bereitwilligst an. Mein hochverehrter Lehrer begnügte sich nicht damit, mir den einzuschlagenden Weg zu zeigen, sondern ließ auch weiterhin der Arbeit ein wohlwollendes Interesse und stetige Förderung zu Theil werden, wofür ich demselben meinen herzlichsten Dank ausspreche. Die Untersuchungen dauerten vom Juni 1884 bis zum Juli 1885 mit einer dreimonatlichen Unterbrechung im Herbst des Jahres 1884.

Als Material benutzte ich:

1) Cercaria armata v. Sieb., aus Limnaeus stagnalis,
2) Cercaria ornata de la Valette, aus Planorbis corneus,
3) Cercaria echinata Steenstrup, aus Limnaeus stagnalis,
4) Cercaria spinifera de la Valette, aus Planorbis corneus.

Die Cerc. armata und Cerc. ornata einerseits, so wie die Cerc. echinata und Cerc. spinifera andererseits kann man als typische Vertreter der beiden Hauptgruppen unter den Cerkarien betrachten, nämlich erstens, der in sackförmigen Sporocysten erzeugten, mit einem Mundstachel bewaffneten, und zweitens, der in Redien erzeugten und mit einem Hals-Stachelkranze ausgestatteten Formen.

Man wird daher die wesentlichen, bei diesen typischen Vertretern beobachteten Verhältnisse auf ihre Verwandten übertragen dürfen, auch ohne jede einzelne Form genauer untersucht zu haben.

Da mir behufs Deutung verschiedener bei den Cerkarien gefundener Organe eine Untersuchung der zugehörigen Distomen unerlässlich erschien, so versuchte ich ferner, mich mit der Gewebsentwicklung bei Dist. endolobum und Dist. clavigerum, welche der Cerc. armata und Cerc. ornata entsprechen, vertraut zu machen. Ich verschaffte mir diese Distomen durch Verfütterung der betreffenden encystirten Cerkarien an den grünen und braunen Frosch.

Die Untersuchungen geschahen theils an lebenden Thieren, theils an Schnitten, welche nach der Giesbrecht'schen Methode angefertigt wurden. Als Färbemittel verwandte ich Säurekarmin, Hämatoxylin, Boraxkarmin und Alaunkarmin, von denen die beiden ersten die besten Resultate ergaben. Die Abtödtung geschah durch Übergießen der lebenden Thiere mit einer kaltgesättigten Sublimatlösung von 35 bis 40° C. Nur auf diese Weise gelang es, die natürlichen Formen der äußerst zarten und liquiden Gewebselemente zu erhalten.

## Cercaria armata v. Siebold.

In Bezug auf das Aussehen des lebenden Thieres habe ich den Beschreibungen, welche man bei Pagenstecher (14, p. 12), de Filippi (10, II, p. 3) und Moulinié (12, p. 146) findet, nur wenige neue Beobachtungen hinzuzufügen.

Zunächst ist es mir gelungen, die Endigung der feinsten Gefäße in Flimmertrichtern nachzuweisen (Fig. 1 *fl*). Dieselben sind besonders gut neben dem hinteren Rande des Mundsaugnapfes nachzuweisen. Sie haben die Gestalt eines schmalen Kegels, dessen Länge ungefähr der doppelten Breite des Mundstachels gleich kommt. Die Wände sind äußerst dünn, durchsichtig und strukturlos. Im Inneren bemerkt man eine lebhaft schwingende Cilie. Auf Schnitten sind die Flimmertrichter eben so wenig nachzuweisen, wie die dünnwandigen Verästelungen der Gefäße. Auch bei den übrigen von mir untersuchten Cerkarien waren Flimmertrichter vorhanden. Da dieselben auch von Ziegler (18) bei dem merkwürdigen Bucephalus und von Leuckart bei der Cerkarie des Dist. hepaticum nachgewiesen sind, so scheinen diese Gefäßendigungen allgemein bei den Cerkarien vorhanden zu sein.

Innerhalb des Körperparenchyms bemerkt man symmetrisch zur Medianlinie zwei Längsreihen von großen, blasenförmigen Zellen mit sehr hellem Inhalt, auf welche ich weiter unten zurückkommen werde (Fig. 1 *bz*). Ferner liegt in dem Parenchym unregelmäßig vertheilt eine sehr große Anzahl von gelben, glänzenden Kugeln (Fig. 1 *ft*). Dieselben sind durch Äther ausziehbar und scheinen demnach Fetttropfen zu sein. Dieselben Gebilde bemerkte de la Valette bei Cerc. vesiculosa (11, p. 20).

Sehr eigenthümlich und bisher noch nicht genau beschrieben ist die Verbindung des Schwanzes mit dem Rumpfe.

Der letztere zeigt an seinem hinteren Pole eine tiefe Einbuchtung, welche sich nach vorn erweitert (Fig. 1, 10, 13). Der Schwanz ist mit seinem vorderen Ende in diese Ausbuchtung eingekeilt, jedoch ist der Schwanzzapfen nicht mit seiner ganzen Fläche festgewachsen, sondern nur durch zwei seitliche dünne Faserstränge (Fig. 13 und 15 *vst*) sehr lose mit dem Rumpfe verbunden. Dadurch entsteht ein Hohlraum zwischen der hinteren Wand der Ausbuchtung, welche von der Öffnung der Blase durchbrochen wird, und dem vorderen Theile des Schwanzes (Fig. 13).

Von den Seitenwänden der Ausbuchtung gehen starke, radial gerichtete Borsten aus, welche mit ihren freien Enden in die Unebenheiten der Schwanzoberfläche eingreifen und auf diese Weise zur Befestigung des Schwanzes beitragen (Fig. 1 und 13). Die Borsten wirken demnach

ähnlich wie die Zähne eines Zahnrades gegen die Unebenheiten der Schwanzoberfläche.

In Betreff der Ausmündung der Exkretionsblase muss ich erwähnen, dass ich die Angabe Pagenstecher's, wonach zwei Ausmündungen in den seitlichen Winkeln der besprochenen Ausbuchtung vorhanden sein sollen, nicht bestätigen kann; vielmehr ist nur eine Ausmündung vorhanden, welche central dem vorderen Schwanzende gegenüber liegt (Fig. 1).

## Die Sporocyste.

Die Ammen, in welchen die Cerkarien sich entwickeln, haben die Gestalt von sackartigen Schläuchen. Ihre Wandung besteht zu äußerst, abgesehen von dem durch den Wirth abgeschiedenen »Paletot«, aus einer cuticulaartigen Hautschicht von 1—2 $\mu$ Dicke. Ich habe in derselben nicht, wie Biehringer (19, p. 4), Zellkerne nachzuweisen vermocht, doch bin ich ebenfalls überzeugt, dass diese Hautschicht keine wirkliche Cuticula ist, sondern vielmehr ursprünglich eine zellige Struktur besitzt. Sie gewährt, abgesehen von den fehlenden Stacheln, dasselbe Aussehen, wie die später zu besprechende Hautschicht der Cerkarien. Auch bemerkt man bei jugendlichen Sporocysten, wie bei Cerkarien, unmittelbar unter der Hautschicht eine Lage von feinen, diagonalen Muskelbändern (Fig. 2), welche sehr regelmäßig angeordnet sind. Auf Querschnitten zeigen diese Bänder eine Dicke von 0,6 $\mu$ und eine Breite von 2 $\mu$. Bei älteren Sporocysten obliteriren dieselben vollständig. Nach innen folgt auf diese Hautmuskelschicht eine bei jungen Sporocysten ziemlich regelmäßige, einschichtige Zellenlage, deren einzelne Zellen ein reichliches Plasma von homogener oder feinkörniger Beschaffenheit und heller Färbung enthalten (Fig 2 *wz*). Die Zellgrenzen treten Anfangs deutlich hervor. Die Kerne haben eine Größe von 4—6 $\mu$ und enthalten meistens 1—3 deutliche Kernkörperchen. Bei fortschreitendem Wachsthum werden auch diese Wandzellen theilweise resorbirt; nur an den Enden der Schläuche häufen sie sich zu mehrfachen Schichten an, wahrscheinlich in Folge der Bewegungen der Cerkarien.

Bei ganz jungen Formen ist der Innenraum zum Theil von einem weitmaschigen Bindegewebe ausgefüllt, welches dem Mesenchym der Distomen an die Seite zu stellen ist. Später schwindet auch dieses Maschenwerk, und es entsteht im Inneren ein weiter Hohlraum, zum Theil ausgefüllt von Cerkarien in allen Entwicklungsstadien.

Über die Abstammung der Keimzellen, aus welchen die Cerkarien hervorgehen, gehen die Ansichten der Forscher weit aus einander. Zuerst glaubte man dieselben durch endogene Zellbildung

entstanden (Moulinié 12, p. 71 und 132, Pagenstecher 14, p. 14). Nachdem sich jedoch der Grundsatz: »Omnis cellula e cellula« allgemeinere Geltung verschafft hatte, suchte man nach anderen Entstehungsarten. Es sind nun im Allgemeinen zwei Möglichkeiten vorhanden: 1) könnten die Keimkugeln aus den oben beschriebenen Wandzellen der Sporocysten hervorgehen, und dieser Hypothese huldigen Wagener (13, p. 36) und Biehringer (19, p. 20—23); 2) kann man auch annehmen, dass die Keimzellen als selbständige Gewebselemente bereits im Embryo angelegt werden und sich unabhängig von den Wandzellen weiter entwickeln.

Diese letztere Ansicht vertritt Leuckart auf Grund seiner Beobachtungen an dem Embryo von Dist. hepaticum (16, *a*, p. 95). Derselbe wies nach, dass bereits in dem hinteren Körperabschnitte des Embryo eine Gruppe von »deutlichen und scharfgezeichneten Zellen« vorhanden ist, welche zuweilen schon Furchungserscheinungen zeigen. Er deutet dieselben als »Embryonalzellen, welche nicht, wie die übrigen, zur Vergrößerung ihres Trägers dienen, sondern, demselben immer mehr sich entfremdend, den Ausgangspunkt einer neuen Descendenz abgeben«. Auch in dem eben ausgeschlüpften Embryo von Amphistomum subclavatum hat Leuckart eine Anzahl von Furchungskugeln nachgewiesen (l. c., p. 103).

Eben so erwähnte de Filippi Keimkörper in dem Embryo, aus welchem die Sporocysten der Cercaria virgula hervorgehen (10, II, p. 7).

Schon diese Nachweise von distinkten Keimzellen in Embryonen würden genügen, um theoretisch die Annahme einer Entstehung der Keimkörper aus Wandzellen überflüssig zu machen.

Aus den angeführten Thatsachen ergab sich naturgemäß als Ziel meiner Untersuchungen der Nachweis von selbständigen Keimzellen in den Sporocysten.

Meine Bemühungen blieben nicht ohne Erfolg; ich fand nämlich in den Sporocysten größere, unregelmäßig gestaltete Aggregate von Zellen, welche sich in evidenter Weise von den Wandzellen unterschieden. Die Kerne sind von beträchtlicher Größe (8—10 $\mu$) und erscheinen auf gefärbten Schnitten hell und von körniger Zusammensetzung. Sie liegen in einem feinkörnigen Plasma von dunklerer Färbung ohne sichtbare Zellgrenzen (Fig. 1 *kz*).

Bei den Wandzellen ist dagegen das Plasma heller als die Kerne und von deutlichen Zellgrenzen umgeben. Schon dieses differente Aussehen der Keimzellen und Wandzellen macht die Hypothese Biehringer's unwahrscheinlich.

Die Zahl der in einem derartigen Aggregat, welches man als »Keimlager« bezeichnen könnte, enthaltenen Keimzellen ist eben so

variabel, wie die Gestalt des ganzen Haufens. Bemerkenswerther Weise liegen im Inneren des Keimlagers nur einzelne selbständige Zellen, während man an den Rändern stets Keimkugeln auf verschiedenen Stadien der Entwicklung antrifft.

Wollte man diese Beobachtung mit der Behauptung Biehringer's, dass die Keimzellen einzeln aus der Wandung hervorgehen, in Einklang bringen, so müsste man sich zu der nicht gerade naheliegenden Annahme entschließen, dass diese einzeln entstandenen Zellen sich an irgend einer Stelle innerhalb des Keimschlauches zu einem Rendezvous zusammenfänden, bevor sie zur weiteren Entwicklung gelangten. Übrigens zeigen Fig. 27 und 28 bei Biehringer, dass auch er derartige »Keimlager« beobachtet hat, und er selbst gesteht ein, dass sich diese Beobachtung nicht recht mit seinen Schilderungen vereinigen lasse (l. c., p. 22).

In Betreff des »Paletots«, welcher als Abscheidungsprodukt des Wirthes die Sporocyste umgiebt, habe ich der Schilderung Biehringer's nichts hinzuzufügen (l. c., p. 10—14).

## Histologische Entwicklung der Cerkarien.

Aus jeder der soeben beschriebenen Keimzellen geht durch unregelmäßige Klüftung eine Morula hervor, deren einzelne Zellkerne nicht die Größe des primären Zellkernes erreichen, im Übrigen aber demselben durchaus ähnlich sehen. Zellgrenzen sind in dem spärlichen Plasma nicht wahrzunehmen. Diese primären Klüftungsprodukte, aus welchen alle übrigen Gewebe hervorgehen, bezeichne ich als »Urparenchym-« oder »Meristemzellen« (Fig. 2 *me*).

Schon sehr bald bemerkt man an diesen Keimkugeln weitere Differenzirungen. Zunächst treten an verschiedenen Stellen, hauptsächlich aber im Centrum derselben, Zellkerne auf, welche sich von denen der Meristemzellen auffallend unterscheiden (Fig. 2 *gz*). Ihr Durchmesser beträgt höchstens $^1/_2$ bis $^1/_3$ des Durchmessers der Meristemzellkerne. Auf gefärbten Schnitten treten sie durch ihr sehr dunkles, durchaus homogenes Plasma hervor, in welchem meistens keine Kernkörperchen nachzuweisen sind.

Ich werde weiter unten auf diese Gewebselemente zurückkommen.

Bald nach dem Auftreten dieser Zellkerne beobachtet man auch an der Peripherie der Keimkugel weitere Differenzirungen. Es tritt zunächst einer der Meristemzellkerne nebst einem Theile glashellen Plasmas warzenartig aus der Peripherie hervor. Das Plasma dieser Zelle breitet sich auf der Oberfläche der Morula »kalottenförmig« aus, und der ursprünglich runde Zellkern plattet sich in radialer Richtung mehr und

mehr ab, so dass er schließlich eine ganz flach-ellipsoidische Gestalt annimmt.

Genau denselben Vorgang beschreibt Schauinsland (20, p. 480) bei der Embryonalentwicklung von Distomum tereticolle. Ferner hat Leuckart denselben Vorgang bei der Entwicklung der Keimkugeln in den Redien und Sporocysten des Distomum hepaticum beobachtet. Schließlich ist noch zu erwähnen, dass auch Isao Iijima in seinen Untersuchungen über die Entwicklung von Dendrocoelum lacteum zu derselben Auffassung über die Entstehung der Hautschicht gelangt ist (22, p. 444).

Bei fortschreitendem Wachsthum wiederholt sich dieser Vorgang an einer Anzahl der peripherischen Meristemzellen, deren Plasma sodann verschmilzt, während die Zellkerne in der Reihenfolge, wie sie hervorgetreten sind, sich abplatten und schließlich verschwinden. Das Endprodukt dieses eigenthümlichen Vorganges ist die sogenannte »Cuticula« oder »Pseudocuticula« der Cerkarien, welche ich mit Ziegler (18, p. 14) als »Hautschicht« bezeichne, da der Name »Cuticula« der Art ihrer Entstehung eben so wenig entspricht, wie sich ihr definitives Aussehen mit den Vorstellungen vereinigen lässt, welche wir von einer echten »Epidermis« haben. Auch Biehringer (19, p. 5—6) und Ziegler (18, p. 14) werden durch die Beobachtung von Kernrudimenten in der Hautschicht zu der Überzeugung geleitet, dass dieselbe nicht als eine Cuticula, sondern als ein metamorphosirtes Epithel aufzufassen sei. Bei der Cercaria armata sind derartige Kernrudimente nur in der Hautschicht des Schwanzes deutlich nachweisbar (Fig. 11 und 13), wo sie durch ihre starke Färbung auffallen.

Der Umwandlungsprocess der peripherischen Meristemzellen zeigt einen ganz allmählichen Verlauf, und jede Zelle tritt selbständig in diesen Umwandlungsprocess ein, so dass man selten mehr als drei in der Metamorphose begriffene Zellen an einer Keimkugel bemerkt. Demnach hat die Hautschicht zwar einen zelligen Ursprung, doch gruppiren sich die Zellen nie zu einem eigentlichen Epithel. Man kann derartige in Umwandlung begriffene Zellen noch an jungen Cerkarien, bei denen der Schwanz schon angelegt ist, erkennen (Fig. 4). Da aber die Hautschicht auch auf späteren Stadien, sogar noch im geschlechtsreifen Thier, ihr Wachsthum fortsetzt, so ist man zu der Annahme genöthigt, dass entweder dieser Umwandlungsprocess von Meristemzellen in Hautzellen auch nach der Entwicklung der inneren Organe noch fortdauert, wenn er auch durch die bereits stark verdickte Hautschicht unserer Beobachtung entzogen wird, oder aber, dass die Hautschicht auf den späteren Stadien nach Art einer Cuticula wächst.

Ehe ich auf die Entwicklung der inneren Organe eingehe, sei es

mir gestattet, zunächst die weiteren Differenzirungen in der Hautschicht zu verfolgen.

Man bemerkt bei weiter entwickelten Cerkarien auf Tangentialschnitten eine äußerst feine, regelmäßig-rautenförmige Zeichnung der Hautschicht. Diese Zeichnung wird hervorgebracht durch diagonal sich kreuzende Furchen der Oberfläche, also Stellen, welche im Wachsthum zurückgeblieben sind. Dieser äußeren Gestaltung entsprechen gewisse Plasmadifferenzirungen im Inneren der Hautschicht, denn man bemerkt auf Querschnitten, dass diejenigen Partien, welche den rhombischen Hervorragungen entsprechen, sich stärker färben, als diejenigen, welche den Furchen entsprechen. Aus diesen rhombischen Feldern gehen durch ferneres, lokales Wachsthum die Stacheln oder vielmehr Schuppen der Cerkarien hervor, welche bei der Cercaria armata ihre rhombische Gestalt bewahren (Fig. 28).

### Die Hautmuskelschicht.

An der Grenze der Hautschicht und des darunter liegenden parenchymatischen Gewebes bemerkt man auf Querschnitten eine Reihe von sehr feinen und regelmäßigen Strichelchen, welche $^1/_4$—$^1/_2$ $\mu$ breit und 1—1,5 $\mu$ lang sind und durch ihre dunkle Färbung deutlich hervortreten (Fig. 6). Es sind die Querschnitte von schmalen, diagonal sich kreuzenden Muskelbändern, welche die Cerkarie in ähnlicher Weise umspannen, wie das Netzwerk von Tauen einen Luftballon. Da sie genau auf der Grenze zwischen der Hautschicht und dem Körperparenchym liegen, so ist die Frage, wem von beiden sie entstammen, sehr schwer zu entscheiden. Als Anhaltspunkt für eine eventuelle Entscheidung dieser Frage könnte der Umstand dienen, dass das Aussehen dieser Hautmuskelbänder ein vollständig anderes ist, als dasjenige der eigentlichen Parenchymmuskeln. Die letzteren färben sich nur sehr wenig, und ihre Querschnitte zeigen sehr wechselnde Formen und Dimensionen. Die Hautmuskelbänder imbibiren sich dagegen äußerst stark mit Farbstoffen, und ihre Gestalt und Anordnung ist eine durchaus regelmäßige. Man wird demnach kaum fehl gehen, wenn man für diese beiden Muskelsysteme verschiedene Entstehungsarten annimmt.

Für die Entstehung der Muskeln aus der Hautschicht spricht schon der Umstand, dass dieselbe bereits durch die Ausbildung der rhombischen Schuppen eine gewisse Tendenz zu lokalen, regelmäßigen Plasmaverdichtungen zeigt. Da übrigens die Hautschicht nicht in einem principiellen Gegensatze zu den darunter liegenden Meristemzellen steht, sondern vielmehr allmählich aus jenen hervorgeht, so scheint mir die

Frage, ob die Muskeln der einen oder der anderen Schicht entstammen, nicht von besonderer Bedeutung zu sein.

## Entwicklung der Genitalorgane.

Die äußere Gestalt der Keimkugel geht allmählich aus der Kugelform in die ellipsoidische Form über.

Wenn dieselbe einen Längsdurchmesser von 120—150 $\mu$ erreicht hat, bemerkt man die erste Anlage eines Schwanzes in Gestalt einer warzenförmigen Erhebung am hinteren Körperpole (Fig. 3).

Der Hauptmasse nach besteht der Körper aus den Abkömmlingen jener primären Meristemzellen, welche, abgesehen von der geringeren Größe der Zellkerne, vollständig ihren ursprünglichen Charakter gewahrt haben. Zellgrenzen sind in dem Plasma auch auf diesem Stadium nicht nachzuweisen, doch scheint mir die Annahme eines Syncytiums von solchem Umfange kaum gerechtfertigt, vielmehr möchte ich diesen Umstand der Unzulänglichkeit unserer Methoden und Instrumente zuschreiben.

Im Centrum des Körpers sieht man einen soliden Haufen von kleinen, dichtgedrängten Zellkernen (Fig. 4 *gz*), welche sich durch ihr homogenes, sehr imbibitionsfähiges Plasma auffallend von den Meristemzellkernen unterscheiden. Ihr Aussehen ist durchaus dasselbe wie das jener Zellkerne, welche ich bei ganz jungen Keimkugeln als erste Differenzirungsprodukte erwähnte (Fig. 2 *gz*).

Ich glaube sie daher als Derivate jener Kerne betrachten zu dürfen, trotzdem dieselben auf den ersten Stadien nicht immer dieselbe centrale Lage hatten, wie bei älteren Keimkugeln.

Dieser centrale Zellhaufen bildet die erste Anlage der Genitalorgane.

Bisher war über das Vorkommen von Genitalorganen bei Cerkarien nur sehr wenig bekannt.

So beschreibt Leuckart bei Distomum duplicatum die Anlage von Hoden, Eierstöcken und Geschlechtsöffnungen (15, p. 765). Ferner erwähnt de Filippi bei Cercaria lophocerca »des rudiments d'organes sexuels sous la forme de trois masses vésiculaires (10, III, p. 5). Auch Ziegler beschreibt bei Bucephalus »mehrere Gruppen dicht gedrängter Zellen, deren Kerne sich intensiver färben, als die der gewöhnlichen Zellen«. Er vermuthet darin »die noch undifferenzirten Anlagen der Fortpflanzungselemente producirenden Organe« (18, p. 22). Ferner erwähnt auch Zeller bei Leucochloridium derartige Genitalzellenanlagen.

Während man bisher jedoch allgemein annahm, dass diese Genitalanlagen erst verhältnismäßig spät auftreten, haben wir gesehen, dass

die Genitalzellen bei Cercaria armata die ersten Differenzirungsprodukte der ursprünglichen Klüftungszellen darstellen.

Im Verlaufe der weiteren Entwicklung streckt sich der ursprünglich runde Genitalzellenhaufen in die Länge und zerfällt schließlich in drei gesonderte Gruppen, von denen jedoch die beiden hinteren durch schmale Stränge mit der vorderen in Verbindung stehen (Fig. 10 und 15). Die vorderste Gruppe (*a a*) liegt vor dem Saugnapfe, welcher inzwischen abgegrenzt ist. Sie hat die Gestalt eines Kolbens, der mit seinem spitzen Ende die Bauchfläche berührt, während das stumpfe, hintere Ende sich an den Saugnapf anlehnt (Fig. 15).

Die äußersten Zellen dieses Komplexes zeigen bei ausgebildeten Cerkarien eine schwache Abplattung in radialer Richtung, so dass sie eine Art von Hülle um das Organ bilden (Fig. 15).

Durch Vergleichung der Cerkarie mit einem jungen Distomum endolobum habe ich die Überzeugung gewonnen, dass dieses Organ als die Anlage des späteren Ausführungsapparates, welcher zum größten Theil durch den Cirrhusbeutel repräsentirt wird, anzusehen ist. Diese Deutung wird unterstützt durch das Verhalten dieses Organes bei der Cercaria ornata. Hier sehen wir, dass dasselbe mit seinem unteren spitzen Ende aus der Medianlinie heraustritt und sich dem Seitenrande des Körpers nähert. Dem entsprechend finden wir bei dem zugehörigen Distomum clavigerum eine vollständig seitliche Ausmündung der Leitungsgänge (Fig. 25). Übrigens beschreibt auch Ziegler bei Bucephalus eine ganz ähnliche Anlage des Penisbeutels (18, p. 22).

Der mittlere, aus dem ursprünglich einfachen Genitalzellenhaufen hervorgegangene Zellenkomplex bildet die Anlage des weiblichen Genitalsystems, des Ovariums und der Schalendrüse (Fig. 10 und 15 *ov*).

Der Komplex ist von rechts nach links etwas in die Länge gestreckt und zeigt ungefähr in der Medianebene eine leichte Einschnürung. Von der links gelegenen Partie zieht sich ein Zellenstrang, die Anlage des späteren Eileiters, links am Saugnapf vorbei nach vorn, wo er sich mit dem vorderen, keulenförmigen Zellenhaufen vereinigt (Fig. 1 und 10). Diese Ovarialanlage misst ungefähr 30 $\mu$ im Durchmesser.

Am weitesten nach hinten gerückt ist die Hodenanlage (Fig. 10, 14, 15 *t*), welche unter dem centralen Exkretionsorgan, ungefähr wo die Blase sich gabelt, liegt. Ursprünglich ein einfacher Haufen, zerfällt diese Hodenanlage später in zwei gesonderte Zellgruppen durch eine mediane Spaltung. Der ganze Komplex der Hodenanlage ist kleiner, als der des Ovariums; die einzelnen Zellen sind jedoch, entsprechend dem früheren Eintritt der männlichen Geschlechtsreife, etwas größer, als bei jenem.

Im Übrigen gewähren die Zellen aller drei Gruppen einen völlig übereinstimmenden Anblick.

Eine Verbindung der Hodenanlagen mit der Cirrhusbeutelanlage konnte ich zwar nicht mit völliger Sicherheit, sondern nur mit einiger Wahrscheinlichkeit nachweisen. Man sieht nämlich von den Hoden aus reihenförmig angeordnete Zellkerne, welche völlig denen der Genitalzellen ähneln, nach vorn verlaufen (Fig. 10 und 15).

Sehr deutlich ist die Anlage der Vasa deferentia dagegen bei der später zu beschreibenden Cercaria echinata (Fig. 35).

## Die Saugnäpfe.

Bald nach dem Hervorknospen des Schwanzes werden die beiden Saugnäpfe angelegt, indem sich zwei rundliche Zellenhaufen am Vorderende und in der Mitte des Körpers durch eine dünne Membran von den übrigen Meristemzellen abgrenzen.

Diese Grenzmembran, welche der Hautschicht sehr ähnlich ist, geht nicht aus dieser letzteren hervor, sondern entsteht selbständig aus Meristemzellen (Fig. 5 *grz*). Das Plasma dieser Zellen breitet sich kalottenförmig auf der Oberfläche des abzugrenzenden Zellenhaufens aus, die Zellkerne platten sich ab und verschwinden allmählich; und so sehen wir hier denselben Process verlaufen, durch welchen die Hautschicht entsteht.

Noch geraume Zeit, nachdem die Abgrenzung der Saugnäpfe vollendet ist, bewahren die inneren Zellen derselben vollständig den indifferenten Charakter der Meristemzellen. Erst, wenn das Thier eine ziemlich hohe Stufe der Ausbildung erreicht hat, treten im Inneren der Saugnäpfe weitere Differenzirungen auf. Innerhalb der Zellen werden feine, radiär verlaufende Plasmaverdichtungen sichtbar. Allmählich werden dieselben zu deutlichen, stark lichtbrechenden Fibrillen, welche die äußere und innere Fläche der Saugnäpfe mit einander verbinden.

Zwischen den Fibrillen bleiben Lückenräume, also Reste der ursprünglichen Bildungszellen, bestehen. In dem hyalinen Plasma, welches diese Lückenräume ausfüllt, bleiben auch die Zellkerne sichtbar, jedoch liegen sie nicht mehr unregelmäßig zerstreut, sondern ordnen sich in einer koncentrischen Lage, nahe der konkaven Grenzfläche an.

Die Saugnäpfe bestehen demnach aus zwei Gewebselementen: 1) den Muskelfibrillen und 2) den Resten der ursprünglichen Bildungszellen mit den Kernen. Damit stimmen auch die von Leuckart bei Distomum hepaticum angestellten Beobachtungen überein.

Beide Elemente entwickeln sich selbständig weiter und haben bei

den geschlechtsreifen Thieren zu sehr verschiedenen Deutungen Anlass gegeben.

Während dieser inneren Differenzirungsprocesse hat sich die untere Fläche des Bauchsaugnapfes, welche zuerst eine schwache Konvexität nach außen kehrte (Fig. 5), allmählich nach innen eingestülpt, so dass aus der Konvexität eine Konkavität geworden ist, und der ganze Saugnapf die Form eines nach unten offenen Bechers angenommen hat.

Die Anlage des vorderen Saugnapfes ist der des Bauchsaugnapfes bis auf die Stachelbildung und die Modifikationen, welche der Durchgang des Darmes bedingt, analog. Bei ihm ist die Abgrenzung gegen das Innere nicht vollständig, sondern an der Durchtrittsstelle des Darmrohres unterbrochen.

Der Stachel bildet sich in einer sogenannten Stacheltasche, einer dünnen, strukturlosen Hülle. Er hat die Gestalt eines schlanken, hinten etwas verdickten, vorn in einen Dreizack auslaufenden Stabes. Die mittlere Zacke überragt bedeutend die beiden seitlichen (Fig. 1). Man unterscheidet am Stachel zwei Schichten, nämlich eine äußere, stark lichtbrechende und eine innere, dunkel erscheinende Ausfüllung. Die Entstehung des Stachels ist wahrscheinlich auf innere Plasmadifferenzirungen, nicht auf die drüsigen Organe, welche neben ihm ausmünden (Fig. 15 *cdr*), zurückzuführen.

Schließlich ist noch zu erwähnen, dass bei völlig ausgebildeten Cerkarien an der Innenwand der Saugnäpfe ein Netzwerk von Muskelbändern entsteht, welches durchaus dem Hautmuskelschlauche ähnelt (Fig. 8 und 15).

## Der Darm.

An dem Darme der ausgebildeten Cerkarien kann man zwei Haupttheile unterscheiden, einen vorderen, unpaaren Abschnitt und die beiden Darmschenkel.

Die Mundhöhle theilt den Mundnapf in zwei ungleiche Hälften (Lippen), von denen die obere zugleich die größere ist. In der Mitte des Saugnapfes verengt sich die Mundhöhle (Fig. 15), um von da ab bis zu dem muskulösen Pharynx sich beträchtlich zu erweitern. Diese Erweiterung zwischen Mundnapf und Pharynx bezeichnet man als »Vorhof« (Fig. 1, 10, 15 *vh*). Im Bereiche des Pharynx (*ph*), welcher die Gestalt eines in der Längsachse durchbrochenen, ellipsoidischen Hohlmuskels hat, tritt eine zweite Verengung des Darmes ein. Durch abwechselndes Schließen des Darmes an diesen beiden verengten Stellen, verbunden mit einer Vor- und Rückwärtsbewegung des Pharynx, wird die Nahrungsaufnahme bewerkstelligt. Den Rest des unpaaren Darmes, vom

Pharynx bis zur Gabelungsstelle, bezeichnet man als Ösophagus (*oe*). Die Darmschenkel verlaufen von der Gabelung bis in die Nähe des hinteren Körperendes in ziemlich gleichmäßiger Dicke.

Der oben hervorgehobene Gegensatz zwischen dem vorderen, unpaaren Darm und den Darmschenkeln prägt sich auch in der Entwicklung des Darmes aus, indem der unpaare Darm viel früher angelegt wird, als die Darmschenkel. Die letzteren sind dem Vorderdarm gegenüber in demselben Sinne als sekundäre Bildungen aufzufassen, wie die seitlichen Darmverästelungen des Leberegels dem einfachen Gabeldarm der zugehörigen Cerkarie gegenüber.

Die erste Anlage des unpaaren Darmes tritt schon auf einem frühen Stadium, ungefähr zugleich mit der Schwanzanlage auf. Dieselbe entsteht, wie alle bisher betrachteten Gewebe, aus den ursprünglichen Furchungs- oder Meristemzellen, indem sich einige derselben zu einem soliden Zapfen (Fig. 4 *d*) gruppiren, der vom vorderen Körperende aus in das Innere hineinragt.

Die Abgrenzung dieses Zapfens gegen das Parenchym kommt wahrscheinlich durch Verstärkung und Zusammenwachsen seiner peripherischen Zellmembranen zu Stande.

Die axialen Zellen dieses Haufens erfahren eine eigenthümliche Metamorphose. Sowohl der Kern wie das Plasma werden allmählich heller und nehmen an Größe zu. Schließlich schwindet das Plasma durch Resorption oder Ausleerung nach außen, wodurch das Darmlumen entsteht. Die Zellkerne der axialen Zellen sind noch ziemlich lange innerhalb des Lumens nachweisbar (Fig. 4 und 7).

Genau dieselbe Art der Darmbildung habe ich bei den in Redien erzeugten Tochterredien der Cercaria echinata beobachtet.

Leuckart, der eine Zeit lang den Darm wie bei den Gastruladen durch Einstülpung entstehen ließ, hat sich längst von der Unhaltbarkeit dieser Ansicht überzeugt und ist bei Dist. hepaticum schon zu einer Zeit, in der ich meine Untersuchungen noch nicht begonnen hatte, zu Resultaten gelangt, die im Wesentlichen mit den meinigen übereinstimmen.

Bemerkenswerther Weise hat auch Schauinsland (20, p. 502) über die Darmbildung bei den Embryonen der Distomen eine Auffassung gewonnen, welche bis ins Detail mit der von mir soeben dargelegten übereinstimmt. Es scheint demnach, als wenn diese Art der Darmbildung für alle Generationen der Distomen typisch sei. Eben so ist eine unverkennbare Homologie zwischen der Darmbildung der Cerkarien und der Anlage des »Embryonalpharynx« bei Dendrocoelum lacteum (J. Iijima, 22, p. 445) zu konstatiren.

Nachdem das Lumen auf die beschriebene Weise entstanden ist,

treten auch innerhalb der Darmwand gewisse Differenzirungen auf, deren Endprodukt die Bildung von Vorhof, Pharynx und Ösophagus ist. Im Bereiche des Vorhofs platten sich die Wandzellen mehr und mehr ab (Fig. 5 und 7), die Kerne verschwinden, und schließlich nimmt die Wandung das Aussehen einer Cuticula an. Die Zellen des Pharynx wachsen dagegen, besonders in radialer Richtung, stark in die Länge, wodurch die eiförmige Gestalt dieses Organs zu Stande kommt. Allmählich unterliegen die Zellen des Pharynx derselben Metamorphose, wie diejenigen der Saugnäpfe; es treten radiale und äquatoriale Muskelfasern auf, zwischen denen Kerne und Reste des Zellplasmas liegen bleiben (Fig. 6 und 15). Auch hier ordnen sich die Kerne in einer koncentrischen Schicht an. Beim Ösophagus hat die Wandschicht zuerst den Charakter eines echten Epithels, jedoch schwindet auch hier allmählich die zellige Zusammensetzung, so dass der Ösophagus der ausgebildeten Cerkarie so wie der Distomen eine strukturlose Wandung besitzt.

Nachdem die Differenzirungen innerhalb des unpaaren Darmes schon ziemlich weit fortgeschritten sind, werden auch die Darmschenkel angelegt, indem eine Anzahl von Meristemzellen zu soliden Zellensträngen zusammentreten. Auf Querschnitten trifft man innerhalb dieser Darmschenkel gewöhnlich 2—4 Zellkerne, die sich nicht von den Meristemkernen unterscheiden. In der weiteren Entwicklung unterscheiden sich die Darmschenkel von dem Vorderdarm hauptsächlich durch die Bildung des Lumens.

Während bei dem Vorderdarm die axialen Zellen blasig degenerirten und sodann durch Resorption oder Ausleerung ihres Inhalts das Lumen sofort in ganzer Ausdehnung hervortreten ließen, sehen wir hier in der Achse des Zellstranges zwischen den Zellmembranen zuerst eine sehr enge Lücke auftreten (Fig. 14 *d*), welche sich allmählich erweitert und so die Wandzellen aus einander treibt. Wahrscheinlich wird diese intercellulare Lücke durch Hineinwachsen des Vorderdarmlumens zwischen die Zellen der Darmschenkel gebildet, wenigstens spricht dafür der Umstand, dass die Bildung des Lumens allmählich von vorn nach hinten fortschreitet. Man findet dem entsprechend auch in dem Lumen der Darmschenkel niemals Zellreste, was in dem Vorderdarm häufig der Fall ist (Fig. 7).

Diese Beobachtungen widersprechen der Vermuthung Ziegler's (18, p. 19), wonach der zweischenklige Darm phylogenetisch aus dem einfachen entstanden sein soll, indem »der in der ventralen Körperwand entwickelte Saugnapf die ventrale Darmwand nach oben drückte und mit der dorsalen zum Verschmelzen brachte«.

Weitere Differenzirungen der Darmzellen treten erst nach der Ency-

stirung auf, so dass es scheint, als ob der Darm während des Cerkarienzustandes nur in untergeordnetem Maße an der Nahrungsaufnahme betheiligt sei.

### Das Exkretionssystem.

Leider muss ich der Beschreibung des Gefäßsystems die Bemerkung vorausschicken, dass ich auf Schnitten nur den Y-förmigen centralen Theil (Fig. 4 *eo*) desselben verfolgen konnte, da nur dieser mit zelligen Wandungen ausgestattet ist; die dünnwandigen Verzweigungen, so wie die Flimmertrichter habe ich dagegen nur an lebenden Thieren beobachtet. Ich glaube jedoch aus diesen Beobachtungen schließen zu können, dass diese feineren Verzweigungen durchaus strukturlose Wandungen besitzen.

Die erste Anlage des centralen Gefäßsystems geht ähnlich wie beim Darm vor sich, jedoch später als bei diesem. Es gruppirt sich eine Anzahl von Meristemzellen zu einem soliden, nach vorn sich gabelnden Zapfen (Fig. 5 *eo*). An diesen Zapfen legen sich von außen noch andere Meristemzellen an, welche sich stark abplatten und um die axialen Zellen eine Wand bilden (Fig. 10 *wz*). Nach einiger Zeit unterliegen die axialen Zellen derselben Metamorphose, welche wir bei den inneren Zellen des Vorderdarmes beobachtet haben. Ihr Plasma verschwindet nach einiger Zeit durch Resorption oder Entleerung nach außen, und es bleibt nur die Wandschicht übrig. In dem Lumen beobachtet man häufig noch die in Zerfall begriffenen Kerne der axialen Zellen (Fig. 9 *eo*).

Die Wandung ist von mäßiger Dicke (7 $\mu$); ihre flachen Zellen, welche mit unregelmäßigen Grenzen in einander greifen, zeigen fibrilläre Plasmaverdichtungen.

Die erste Anlage der feineren Äste geht vielleicht in derselben Weise vor sich, wie bei dem centralen Theile.

Die Verschiedenheit im definitiven Zustande würde dann dadurch zu Stande kommen, dass nach der Resorption des Inhaltes der primären Zellen keine äußere, muskulöse Zellenlage gebildet wird, sondern die Wandung sich allein aus den äußeren Zellmembranen der ursprünglichen Anlage zusammensetzt. Ich muss jedoch gestehen, dass diese Annahme nicht durch direkte Beobachtungen unterstützt ist.

### Das Parenchym.

Da der größte Theil der Parenchymzellen das indifferente Aussehen der ursprünglichen Meristemzellen bewahrt, so behält das Parenchym während des Cerkarienzustandes einen gleichsam unfertigen Charakter.

Die Kerne (5 $\mu$) sind in ein homogenes, spärliches Plasma ohne deutliche Zellgrenzen eingelagert. Diese Zellen werden so zu sagen auf-

gespart, resp. in ihrer Differenzirung gehemmt, um erst in der letzten Entwicklungsperiode gemäß den Bedürfnissen des Geschlechtsthieres in verschiedener Weise verwendet zu werden. Jedoch benöthigen auch schon die Existenzbedingungen der Cerkarien einige Differenzirungen, welche ich in Folgendem zu schildern versuchen will.

Die ersten Differenzirungen innerhalb des Meristems sind bald nach der Darmbildung bemerkbar und zwar zunächst in der Nähe der Bauchfläche.

Einige der Meristemzellkerne nehmen bedeutend an Größe zu (von 5 auf 9 $\mu$); zugleich verliert ihre Grundsubstanz die Imbibitionsfähigkeit und erscheint auf gefärbten Schnitten glashell. Das Kernkörperchen (2 $\mu$) und die Chromatinkörner treten dagegen durch ihre dunkle Färbung deutlich hervor (Fig. 9, 15 etc. *bz*). Auch das Plasma der Zelle vergrößert sein Volumen und wird glashell, doch zeigt es auf Hämatoxylinpräparaten zuweilen eine äußerst feinkörnige Zusammensetzung. Nach und nach treten diese eigenthümlichen »Blasenzellen« auch in den übrigen Körperregionen auf; ihre stärkste Entwicklung erhalten sie jedoch an der Bauchfläche (Fig. 1, 5, 9, 15 *bz*).

Hier sind sie, wie schon bei der Beschreibung des lebenden Thieres erwähnt wurde, zweizeilig angeordnet und erreichen einen Durchmesser von 30 $\mu$, also das Volumen von 20—30 der gewöhnlichen Meristemzellen. Sie werden von einander getrennt durch Stränge und Brücken der parenchymatischen Substanz, welche auf Schnitten das Aussehen von Faserzügen gewähren (Fig. 9 *bg*).

Diese »Blasenzellen« sind offenbar mit den von Leuckart (16, p. 457) beschriebenen »pflanzenähnlichen Mesenchymzellen« von Distomum hepaticum und Distomum lanceolatum identisch, während die dazwischen liegenden Meristemzellen sich größtentheils in das bindegewebige Maschenwerk der Trematoden umwandeln.

Die Blasenzellen sind, wie wir aus der Häufigkeit und Konstanz ihres Vorkommens schließen dürfen, für die Thiere von großer physiologischer Bedeutung. Durch sie bekommt die Körpersubstanz den schmiegsamen, man möchte sagen »liquiden« Charakter, welcher es ermöglicht, dass die Cerkarie sich, z. B. beim Heraustreten aus der Sporocyste, bis auf $^1/_8$ des gewöhnlichen Durchmessers zusammenschnürt. Wahrscheinlich haben die Blasenzellen jedoch außerdem noch andere physiologische Aufgaben, denn man muss stets im Auge behalten, dass bei so niederen Organismen, wie die Cerkarien es sind, auch die Arbeitstheilung in Bezug auf die einzelnen Gewebselemente nicht so weit durchgeführt ist, wie bei höheren Organismen.

Aus der prallen, rundlichen Gestalt dieser Zellen darf man schließen,

dass sie stets unter beträchtlichem Drucke stehen. Nun wissen wir, dass bei allen Organismen, sowohl Pflanzen wie Thieren, ein gewisser Druck (Turgor) innerhalb der Gewebe für die Ausübung der Lebensfunktionen, besonders der Bewegung, nöthig ist. Dieser Druck wird bei niederen Thieren gewöhnlich durch Diosmose innerhalb derjenigen Zellen erzeugt, welche Flüssigkeiten von außen aufnehmen und eine ähnliche Wirkung ausüben, wie Druckpumpen. Es sind dies besonders die Darmzellen und, bei manchen niederen Thieren, die Epidermiszellen. Bei den Cerkarien sind, wie wir gesehen haben, die Darmzellen nur sehr wenig, die Epidermiszellen aber gar nicht entwickelt. Auch die Meristemzellen können wegen ihrer äußerst dünnen Membranen nicht als Druckerzeuger in Betracht kommen; es bleiben also nur die Blasenzellen als Träger dieser Funktion übrig. Der in ihnen durch Diosmose erzeugte Druck pflanzt sich peripherisch fort und äußert sich in letzter Instanz als Spannung der elastischen Haut- resp. Hautmuskelschicht, ohne welche Spannung keine Bewegung denkbar ist. Mit dieser Deutung steht die Beobachtung im Einklang, dass bei ausgebildeten Trematoden die Blasenzellen häufig ihr pralles Aussehen verlieren und zu unregelmäßig gestalteten Lückenräumen des Mesenchyms werden; — sie sind überflüssig geworden, da das völlig ausgebildete Thier mechanische Leistungen nur noch in untergeordnetem Maße ausübt, und andererseits die Darmzellen, welche inzwischen eine weit stärkere Ausbildung erfahren haben, die Blasenzellen in ihrer Funktion ablösen können.

Übrigens schreibt auch Ziegler (18, p. 18) diesen Gewebselementen osmotische Funktionen zu, ohne sich jedoch über das Wie und Warum näher auszusprechen.

## Drüsige Organe.

Schon am lebenden Thiere bemerkt man zu beiden Seiten des Bauchsaugnapfes je einen Haufen von großen dunklen, unregelmäßig gruppirten Zellen, von denen aus zwei schmale Gänge nach dem vorderen Rande des Mundnapfes verlaufen, um direkt neben der Austrittsstelle des Stachels nach außen zu münden (Fig. 1 *cdr*). Auf gefärbten Schnitten zeichnen sie sich durch ihre Größe und die dunkle Färbung, sowohl des Plasmas als auch der Kerne aus (Fig. 8 und 15 *cdr*). Sie entstehen aus Meristemzellen, wie ich aus dem Umstande schließe, dass man an den Rändern des Organs häufig Übergangsstadien von Meristem- zu Drüsenzellen bemerkt.

Die Ausführungsgänge bestehen ebenfalls aus derartig metamorphosirten Zellen, welche sich in der Richtung des Ganges stark in die Länge

gestreckt haben und bei ausgebildeten Cerkarien zu einer feinkörnigen Masse verschmolzen sind.

Über die physiologische Bedeutung dieses Apparates, welcher bei allen mit einem Mundstachel bewaffneten Cerkarien vorhanden ist, gingen die Meinungen bisher weit aus einander. Pagenstecher hält denselben Apparat bei Cercaria ornata für die Anlage der Dotterdrüsen (14, p. 15). Moulinié bringt sie in Beziehung zu dem Stachel, indem er sagt: »Cet appareil tout porte à croire, qu'il doit être regardé comme une dépendance de l'appareil perforant« (12, p. 127). Dem gegenüber glaube ich annehmen zu dürfen, dass diese Drüsen zur Abscheidung der Cystensubstanz dienen, da sie nach der Encystirung bis auf einige Spuren verschwinden.

Abgesehen von diesen ansehnlichen Cystendrüsen lassen sich nur spärliche Drüsenzellen im Parenchym nachweisen. So liegen z. B. an der hinteren Rückenseite, direkt unter der Hautschicht, einige große Zellen mit körnigem Inhalt und schwachen Wandungen (Fig. 9 und 15 *hdr*), welche häufig nach der Außenfläche hin eine spindelförmige Zuspitzung zeigen, und die ich als »Hautdrüsenzellen« bezeichne.

### Bindegewebe und Muskeln.

Abgesehen von dem schon besprochenen Hautmuskelschlauche und den Saugnäpfen ist die Muskulatur nur sehr schwach entwickelt. Dorsoventrale Muskelzüge sind besonders in der Gegend des Bauchsaugnapfes einigermaßen leicht nachweisbar. Es sind blasse, dünne, stark lichtbrechende Stränge, über deren Entstehung ich mir keine bestimmte Vorstellung bilden konnte.

Als Bindegewebe kann man die bereits beschriebenen Brücken und Stränge von parenchymatischer Substanz, welche sich zwischen den Blasenzellen hinziehen, in Anspruch nehmen (Fig. 9 und 15 *bg*). Man darf jedoch nicht übersehen, dass dieselben noch nicht den ausgesprochenen bindegewebigen Charakter des Mesenchymmaschenwerkes der Trematoden besitzen; sie sind vielmehr nur als Übergangsstadium zwischen den indifferenten Parenchymelementen und jenem Mesenchymbindegewebe zu betrachten.

### Das Nervensystem.

Das Nervensystem besteht aus einem centralen Theile, dem Gehirn, und einer Anzahl davon ausgehender Nerven.

Das Gehirn setzt sich zusammen aus zwei birnförmigen Körpern, welche, symmetrisch zur Medianebene, dicht hinter dem Mundnapf liegen und durch eine den sattelförmigen Vorhof überbrückende Kommissur verbunden sind.

Aus jeder Gehirnhälfte entspringen zwei hintere und ein vorderer Nerv (Fig. 12 *rn*, *bn*, *vn*). Von den beiden hinteren Nerven verläuft der stärkere nahe der Bauchfläche (Fig. 12 *bn*), der schwächere dagegen unter der Rückenfläche (Fig. 12 *rn*).

Der größte Durchmesser der birnförmigen Körper, welche mit dem stumpfen Ende nach oben und vorn zeigen, beträgt ca. 40 *μ*.

Sowohl das Gehirn wie auch die daraus entspringenden Nervenstämme sind umgeben von einer meistens einfachen Zellschicht mit kleinen, dichtgelagerten Kernen, welche sich besonders mit Hämatoxylin sehr stark färben (Fig. 12 *ns*).

Ziegler hat bei Bucephalus diese Zellen ebenfalls nachgewiesen (18, p. 18 und Fig. 25 *ga*) und er hält dieselben für Ganglienzellen, während er anscheinend die wirklichen, der Gehirnmasse eingelagerten Ganglienzellen nicht beobachtet hat. Die Kerne der letzteren sind bei Cercaria armata leicht nachweisbar; sie sind größer als die der umgebenden Zellschicht und im strikten Gegensatze zu jenen nur blass gefärbt. Ich muss hier auf einen Widerspruch aufmerksam machen, welcher sich zwichen der Beschreibung (p. 19) und der figürlichen Darstellung (Fig. 25) dieser umgebenden Zellen bei Ziegler findet. Nach der Beschreibung sind die Zellkerne heller, nach der Zeichnung aber dunkler, als die Kerne der Parenchymzellen; das Letztere würde meinen Beobachtungen entsprechen.

Zwischen den umgebenden Zellkernen und der eigentlichen Gehirnmasse ist meistens ein schmaler, mit glashellem, ungefärbter Substanz gefüllter Zwischenraum sichtbar, und zwar bei sämmtlichen von mir untersuchten Cerkarien (Fig. 6 und 12). Ich glaube aus diesem Umstande, so wie aus der starken Tinktionsfähigkeit der umgebenden Zellkerne den Schluss ziehen zu dürfen, dass dieselben nicht als Kerne von Ganglienzellen, sondern einer Nervenscheide (Fig. 12 *ns*) aufzufassen sind.

Das Gehirn besteht zum größten Theil aus einer feinfaserigen Masse, deren einzelne Fasern sich in die Nerven fortsetzen. In diese Masse sind, wie schon bemerkt wurde, blasse, spärliche Ganglienzellen eingelagert. Am schönsten habe ich dieselben beobachtet bei einem jugendlichen, aber nicht eingekapselten Distomum, welches von Sars in Tiefsee-Crustaceen (Challenger) aufgefunden ist, und von Leuckart, der dasselbe nächstens beschreiben wird, wegen zweier vom Hinterende ausgehender langer Byssusfäden, mit denen es sich an den inneren Organen des Wirthes befestigt, als Distomum filiferum bezeichnet ist.

## Der Schwanz der Cerkarie.

Der Schwanz ist von einer ähnlichen Hautschicht umgeben, wie der Körper, es fehlen ihm jedoch die Stacheln. Eigenthümlicherweise bemerkt man in der Hautschicht des Schwanzes häufig dunkel gefärbte Kernreste (Fig. 11 und 13), was bei der übrigen Haut nicht der Fall ist. Im Inneren des Schwanzes zeigen sich erst Differenzirungen, nachdem derselbe eine beträchtliche Größe erreicht hat. Ein Theil der in ihm enthaltenen Meristemzellen wird in die schon oft erwähnten Blasenzellen (Fig. 11 *bz*) umgewandelt, der Rest dagegen in kontraktile Substanz.

Diese Gewebselemente sind derart angeordnet, dass in der Achse des Schwanzes ein dünner Strang von kontraktiler Substanz verläuft (Fig. 11 und 15 *im*). Derselbe ist umgeben von einer Schicht Blasenzellen (*bz*, und auf diese folgt nach außen eine fernere Schicht von kontraktiler Substanz (*am*). Die äußere kontraktile Schicht ist mit dem axialen Strange verbunden durch zahlreiche radiäre Stränge (Fig. 11). Durch die Kontraktion des axialen Stranges, an welchem man Längsfasern bemerkt, wird die Verkürzung des Schwanzes und die Ringelung der Oberfläche bewerkstelligt.

Die Vermuthung Pagenstecher's, wonach sich der Schwanz der Cerkarien nach der Ablösung in eine Sporocyste umwandeln und eine Cerkarienbrut erzeugen soll, wird durch die histologische Struktur desselben in keiner Weise gerechtfertigt, denn es sind in demselben, wie soeben gezeigt wurde, ausschließlich mechanische Elemente vorhanden. Zu demselben Resultat ist Ziegler auf Grund seiner Untersuchung des Bucephalus gelangt (18, p. 32).

## Homologie in der Entwicklung von Cerkarie und Embryo.

Die ersten Gewebsdifferenzirungen der Cerkarie würden sich, kurz zusammengefasst, etwa folgendermaßen darstellen:

Aus der Keimzelle geht durch unregelmäßige Klüftung eine Morula von Meristemzellen hervor, welche den Ausgangspunkt für alle weiteren Gewebsdifferenzirungen bilden. Die peripherischen Zellen dieser Morula gehen durch allmähliche Metamorphose und Verschmelzung in die cuticulaartige Hautschicht über. Im Centrum bildet sich ein solider Haufen von Genitalzellen, aus welchen später durch mehrfache Theilungen Ovarium, Hoden und Ausführungsgänge hervorgehen. Am vorderen Körperpole bildet sich durch regelmäßige Gruppirung von Meristemzellen die ursprünglich solide Anlage des Vorderdarmes, dessen Lumen durch Resorption der axialen Zellen entsteht. Von dem Vorderdarm aus werden sekundär die Darmschenkel gebildet. Der Raum

zwischen den Genitalzellen und der Hautschicht wird von Meristemzellen (Fig. 4 *me*) ausgefüllt, aus denen später Exkretionsorgan, Nervensystem, mechanische Gewebselemente etc. hervorgehen.

Eine Vergleichung dieser ersten Entwicklungserscheinungen der Cerkarie mit denen des Embryo lässt eine unverkennbare Homologie zwischen beiden hervortreten. Zwar habe ich selbst die Entwicklung des Embryo nicht untersucht, doch besitzen wir eine ausführliche Schilderung derselben von Schauinsland (20, Zusammenfassung, p. 502etc.). Auch beim Embryo entsteht aus der Eizelle durch totale, aber unregelmäßige Klüftung eine Morula. Aus einigen peripherischen Zellen derselben geht eben so wie bei den Cerkarien eine cuticulaartige Hautschicht hervor (p. 480). Diese Schicht bildet allerdings nicht die definitive Hautschicht des Embryo, sondern löst sich durch einen Häutungsprocess als »Hüllmembran« ab. Die sie ersetzende Hautschicht wird jedoch wahrscheinlich in derselben Weise angelegt (p. 483). Bei einigen Formen behält dieses »Ektoblast« eine zellige Zusammensetzung und bildet Flimmerhaare, bei anderen geht es jedoch ebenfalls in eine nackte, cuticulaartige Hautschicht über, welche derjenigen der Cerkarien völlig gleicht (p. 483).

Ferner heißt es bei Schauinsland (p. 502): »Das innerhalb dieser platten Zellen des Ektoblast gelegene solide Entoblast (Meristem der Cerkarien), welches vorläufig noch aus ganz gleichartigen Zellen zusammengesetzt ist, verändert sich im Laufe der Entwicklung so, dass einige von ihnen sich etwas abflachen und sich epithelartig der Innenseite des Ektoblast anlegen, andere dagegen ordnen sich am Kopfende des Embryo regelmäßig an und bilden einen Darm, dessen Lumen dadurch entsteht, dass die eingeschlossenen Zellen allmählich degeneriren und nur eine körnige Masse zurücklassen, in der man bisweilen noch einige Kerne entdecken kann. Der größte Theil bleibt jedoch vollkommen unverändert in dem Raum zwischen Darm und Körperwand als Keimzellen liegen.«

Eine Vergleichung der Fig. 2 und 3, Taf. XX bei Schauinsland mit meiner Fig. 4 macht die Homologie augenfällig. Die »Keimzellen« (*kz*) des Embryo entsprechen den »Genitalzellen« (*g*) der Cerkarie, die etwas abgeplatteten »Epithelzellen« (*epz*) des Embryo den »Meristemzellen« (*me*) der Cerkarie. Dass die Epithelzellen des Embryo nicht so stark entwickelt sind wie die Meristemzellen der Cerkarie, erklärt sich leicht aus den geringeren animalischen Leistungen der Amme gegenüber denen des Distomum.

Auch in Bezug auf die weiteren Differenzirungen stehen die Embryonen, resp. die aus ihnen hervorgehenden Ammen den Cerkarien

viel näher, als man gewöhnlich anzunehmen geneigt ist. So haben manche Embryonen, resp. Redien ein Wassergefäßsystem mit Flimmertrichtern (Leuckart, 16 *a*, p. 93). Ferner sind sie ebenfalls mit einem Nervensystem ausgestattet, welches die größte Ähnlichkeit mit demjenigen der Cerkarien hat, wie von Leuckart an der Redie des Distomum hepaticum (l. c. p. 108) und von mir an den Redien von Cercaria echinata (Fig. 32 *n*) und Cercaria spinifera in übereinstimmender Weise beobachtet wurde.

Aus dieser Homologie zwischen Cerkarie und Embryo geht klar hervor, dass man den Embryo nicht mit v. Siebold (7, p. 77) als »eine zu einem eigenen Thiere potenzirte und belebte Eihülle« auffassen darf, sondern als ein Distomum, welches auf einer frühen Entwicklungsstufe stehen geblieben ist. Für die Fortpflanzungselemente folgt aus dieser Homologie insbesondere, dass die »Keimzellen« des Embryo nichts Anderes sind, als die »Genitalzellen« der Cerkarien, resp. Distomen. Hieraus ergiebt sich ferner, dass die Erzeugung von Cerkarien in Redien oder Sporocysten nicht als »ungeschlechtliche Fortpflanzung« im eigentlichen Sinne aufzufassen ist, sondern als wahre Parthenogenese. Dieselbe Ansicht spricht auch C. Grobben aus (23, p. 93). Auf einem anderen Wege, nämlich durch Vergleichung der Orthonectiden mit Distomumlarven, gelangte auch Leuckart (16 *a*, p. 96) zu der Ansicht, dass die Keimzellen der letzteren »nur mit Unrecht als Gebilde betrachtet werden, welche principiell von den weiblichen Geschlechtsprodukten verschieden sind.«

Der ganze Entwicklungscyklus der Trematoden hat eine interessante Analogie in der Insektenwelt. Auch bei Cecidomyia gelangt die aus befruchteten Eiern hervorgehende Generation nicht über den Larvenzustand hinaus und erzeugt parthenogenetisch eine zweite Generation, welche sich zu Geschlechtsthieren entwickelt.

Ob man nun den ganzen Entwicklungscyklus der Distomen als »Heterogonie« bezeichnen will, muss einstweilen dem Belieben des Einzelnen anheimgestellt werden, da eine Einigung über die Interpretation dieses Begriffes noch nicht erreicht ist. Leuckart beschränkt in seiner Vorlesung den Begriff der »Heterogonie« auf den durch geschlechtliche Zwischengenerationen vermittelten Generationswechsel (Rhabdonema nigrovenosum u. a.) und bezeichnet den Wechsel zwischen parthenogenetischen und geschlechtlichen Generationen mit dem Namen »Allöogenesis«.

Wie uns die Vergleichung der Entwicklung von Distomum-Embryonen und Cerkarien Aufschluss gegeben hat über die Beziehungen dieser beiden Formen unter einander, so führt auch eine Vergleichung der

Cerkarienentwicklung mit den Gewebsdifferenzirungen bei anderen Gruppen des Thierreiches zu interessanten Resultaten.

Man hat auf Grund einer supponirten monophyletischen Entwicklung des Thierreiches die ersten Entwicklungserscheinungen bei fast allen Thiergruppen auf gewisse einfache Typen zurückzuführen versucht. Diesen Versuchen verdankt eine ziemlich beträchtliche Anzahl von Schemata ihren Ursprung, welche man als »Formen der Gastrulabildung« bezeichnet hat.

Wenn man nun unter »Gastrulabildung« ganz allgemein die ersten Differenzirungserscheinungen der aus der Eizelle hervorgegangenen Klüftungszellen versteht, ohne Rücksicht auf die genetischen Beziehungen, so würde sich auch für die Histogenese der Trematoden ein derartiges Schema und ein Name finden lassen.

Fasst man jedoch jene einfachen und ursprünglichen Formen der Gewebsdifferenzirungen ins Auge, welche zu der Aufstellung des Begriffes »Gastrulabildung« führten, und fordert, davon ausgehend, als Kriterium jeder anderweitigen echten »Gastrulabildung«, dass sie sich genetisch auf jene einfachen Formen zurückführen lässt, so wird man leicht die Überzeugung gewinnen, dass die Entwicklungserscheinungen der Trematoden sich nicht in den Rahmen jenes Begriffes hineinzwängen lassen.

Bei der echten Gastrulabildung gehen gewöhnlich aus den Klüftungszellen zwei primäre Keimblätter, das Ektoderm und das Entoderm hervor, von denen das erstere hauptsächlich die spätere Epidermis, das letztere aber die innere Auskleidung des Darmes liefert. Zwischen ihnen entwickelt sich sekundär ein Mesoderm, aus welchem hauptsächlich die mechanischen Gewebssysteme hervorgehen.

Wollte man die Gewebsbildungen der jugendlichen Cerkarie auf dem in Fig. 4 dargestellten Stadium mit den drei oben genannten Keimblättern analogisiren, so müsste man die Hautschicht, welche auf jenem Stadium noch im Entstehen begriffen ist, als »Ektoderm«, die solide Darmanlage als »Entoderm«, die dazwischen liegende Schicht von Meristemzellen als »Mesoderm« bezeichnen.

Da nun aber dieses Meristem das aus der ersten Furchung hervorgegangene primäre Gewebe repräsentirt, so wäre man zu der Annahme genöthigt, dass Ektoderm und Entoderm sekundär aus dem Mesoderm entstünden.

Diese Annahme bedeutet jedoch eine vollständige Umkehrung des für die echte Gastrulabildung geforderten Verhaltens.

Wenn man bei den Trematoden zwei Gewebssysteme als »primäre« im Sinne der Gastrulakeimblätter einander gegenüber stellen wollte, so

würden sich als solche naturgemäß die central gelegenen Genitalzellen einerseits und die sämmtlichen äußeren Zellen andererseits darbieten. Diese beiden Gruppen sind nicht nur in Bezug auf die Zeit ihrer Entstehung als »primäre« anzusehen, sondern sie stehen auch morphologisch und physiologisch in einem stärkeren Kontraste, als Darmzellen und Ektodermzellen.

Da, wie oben gezeigt wurde, die Embryonalentwicklung der Redien und Sporocysten der Cerkarienentwicklung vollständig homolog ist, so ist es leicht erklärlich, dass auch Schauinsland (20, p. 503) durch seine Untersuchungen zu Zweifeln über die echte Gastrulanatur des Embryo geführt wurde. Er gesteht, dass er, abgesehen von der äußeren Ähnlichkeit mit einer epibolischen Gastrula »im Entwicklungsgang der Trematoden nichts anzuführen weiß, was mit der Gastrulabildung der übrigen Metazoen verglichen werden könnte«.

Wenn man die Entwicklungsvorgänge als Kriterium für die phylogenetischen Beziehungen der verschiedenen Thiergruppen gelten lässt, so würde die Beobachtung der Trematodenentwicklung in letzter Instanz zu dem Schluss führen, dass die Trematoden eine isolirte Gruppe des Thierreiches bilden.

Die definitive Feststellung dieser Beziehungen würde jedoch viel umfassendere Untersuchungen erfordern, als uns bisher zu Gebote stehen.

## Entwicklung des Distomum endolobum.

In Betreff der ferneren Entwicklung der Cercaria armata zum geschlechtsreifen Distomum fand ich zwei Notizen bei Moulinié und Pagenstecher.

Moulinié (12, p. 152) vermuthet auf Grund äußerer Ähnlichkeit, dass sich die genannte Cerkarie in das Distomum maculosum der Schwalben verwandle. Pagenstecher (14, p. 19) glaubt dagegen »mit einiger Zuversicht sagen zu können«, dass aus ihr das Distomum endolobum der grünen Frösche entstünde.

Ich verfütterte zunächst, um mich selbst von dem ferneren Schicksal der Cercaria armata zu überzeugen, einige mit ihr inficirte Limnäen, welche meistens zahlreiche Cysten enthalten, an Rana esculenta und fand die Vermuthung Pagenstecher's vollständig bestätigt. Der Versuch wurde ungefähr 20mal mit Erfolg wiederholt, und zwar an Fröschen, welche geraume Zeit vorher keine Nahrung erhalten hatten. Einige Frösche wurden acht Stunden nach der Fütterung geöffnet, und ich fand im vorderen Darmabschnitte eine große Anzahl von jungen Distomen. Daneben waren auch einige noch nicht eingekapselte Cerkarien, wahrscheinlich

durch ihre Lage im Inneren der Schnecke vor der Wirkung der Verdauungssäfte geschützt, lebendig in den Darm gelangt. Sie unterschieden sich von den jungen Distomen auf den ersten Blick durch die Undurchsichtigkeit ihres Parenchyms; auch zeigten sie nur noch geringe Lebensenergie, so dass sie wahrscheinlich nie zur vollen Entwicklung gelangen dürften. Unter den jungen Distomen waren einige, bei denen bereits die Eibildung begonnen hatte; die meisten enthielten jedoch noch keine Eier, und einige beobachtete ich gerade beim Ausschlüpfen aus der Cyste. Während die Hoden bei den Cerkarien noch neben einander lagen, haben sie sich hier, in Folge des starken Wachsthums, hinter einander geschoben und treten sehr deutlich hervor (Fig. 16 *t*).

Bei einem noch keine Eier enthaltenden Distomum von 0,8 mm Länge und 0,27 mm Breite maßen die Hoden im Längsdurchmesser 75 $\mu$.

Vor dem Bauchsaugnapf ist der Penisbeutel in Gestalt eines Kolbens von 70 $\mu$ Länge sichtbar (Fig. 16 *cb*). In demselben liegt die gewundene Samenblase (*sb*), welche nach unten in den dünneren Penis übergeht. Neben dem Cirrhusbeutel mündet der Eileiter (*ovd*).

Die weibliche Genitalanlage, welche bei der Cerkarie über dem Saugnapfe lag (Fig. 10 *ov*), ist etwas nach hinten gerückt und hat sich in zwei seitliche Hälften gegliedert, von denen die rechts liegende (*or*) in das Ovarium, die links liegende (*sdr*) in die Schalendrüse umgewandelt ist. Bei der Cerkarie verlief von der linken Seite des weiblichen Genitalzellenhaufens ein Zellenstrang nach vorn, wo er mit dem Ausführungsapparat in Verbindung trat (Fig. 10 *ovd*).

Dieser Zellenstrang, welcher zum Eileiter wird, hat bei ganz jungen Distomen noch die Gestalt eines schwach gekrümmten Bogens, welcher an der linken Seite des Saugnapfes hinläuft und unmittelbar neben der Ausmündung des Penis endet (Fig. 17 *ovd*). Bei älteren Thieren legt er sich dagegen in Folge des starken Längenwachsthums in vielfache Schlingen und zwar zunächst zwischen der Schalendrüse und den Hoden (Fig. 16).

Bei dem oben erwähnten Thiere hatte das Ovarium einen größten Durchmesser von 85 $\mu$.

Der Darm hat im Vergleich zu dem Cerkariendarme sehr bedeutend an Weite gewonnen (45 $\mu$), im Übrigen aber seine Gestalt bewahrt.

Auch der centrale Exkretionsapparat (Fig. 16 *ec*) hat sich bedeutend vergrößert, die muskulösen Schenkel ziehen sich über den Hoden hin bis in die Nähe der Schalendrüse. In dem Körperparenchym sind die »Cystendrüsen« (Fig. 1 *cdr*) mit ihren Ausführungsgängen verschwunden, dafür treten kurz vor der weiblichen Geschlechtsreife, d. h. etwa

sechs Stunden nach dem Verlassen der Cyste, neue Drüsenelemente auf, die sogenannten »Dotterdrüsen« (Fig. 16 *dz*).

Dieselben liegen in Gestalt kleiner Zellenaggregate am äußeren Körperrande, und zwar hauptsächlich im hinteren Theile des Körpers, von der Stelle an, wo sich der Darm gabelt.

In Fröschen, welche 24 Stunden nach der Fütterung geöffnet wurden, fanden sich keine lebenden Cerkarien mehr, dagegen eine große Anzahl lebender Distomen, von denen die am weitesten entwickelten bereits eine Länge von 1,2 mm bei einer Breite von 0,4 mm zeigten.

Sie enthielten zum Theil schon bis zu 20 Eiern. Das Wachsthum und speciell die Entwicklung der Geschlechtsorgane geht demnach bei diesen Thieren ungemein schnell vor sich.

Ältere Thiere habe ich nicht untersucht, da dieselben in Bezug auf histologische Verhältnisse nicht mehr zeigen, als die Jugendformen.

### Histologische Struktur des Distomum endolobum.

Wenn man die äußeren Lebensbedingungen des Distomum, so wie seine außerordentliche Anpassungsfähigkeit ins Auge fasst, so kann man schon a priori den Schluss ziehen, dass neben dem Geschlechtsapparat nur die vegetativen Organe eine der Größenzunahme des Thieres entsprechende Weiterbildung erfahren werden, während die animalen Organe sehr in der Entwicklung zurückbleiben.

Diese aprioristische Annahme wird durch die Beobachtung im vollsten Umfange bestätigt.

Die Hautschicht nimmt bei dem Distomum etwas an Dicke zu und lässt auf gefärbten Schnitten häufig eine äußere, dunklere und eine innere, hellere Schicht unterscheiden. Die Stacheln, resp. Schuppen vergrößern sich ebenfalls und rücken, entsprechend der Oberflächenvergrößerung, ziemlich weit aus einander (Fig. 29). Im Übrigen ist die Hautschicht des Distomum identisch mit derjenigen der Cerkarie. Es ist demnach ein Irrthum, wenn DE FILIPPI (10, II, p. 20) von den bewaffneten Cerkarien behauptet: »Elles s'enkystent probablement en séparant la couche extérieure de la peau.« Auch widerlegt jene Thatsache eine Anzahl von bisherigen Hypothesen, wonach z. B. die Hautschicht eine wirkliche, von darunter liegenden Matrixzellen abgesonderte Cuticula (SOMMER, 24, p. 558) oder aber die Basilar- resp. Basementmembran eines verloren gegangenen Epithels sein soll (KERBERT, 25, p. 532; SCHNEIDER, 26, p. 69; MINOT, 27). Eine eingehendere Darstellung der bisherigen Ansichten über Natur und Entwicklung der Hautschicht findet sich bei Looss (28, p. 392—394).

Der Darm erfährt neben der schon erwähnten, beträchtlichen Ver-

größerung auch eine Veränderung seiner Elemente. Im Bereiche des Vorhofs (Fig. 16 *vh*) und des Ösophagus (*oe*) ist die Dicke der Wandungen beträchtlich verstärkt. Die Innenseite dieser cuticulaartigen Wand ist mit Längsleisten besetzt, welche dem Organe auf Querschnitten das Aussehen eines innen gezähnten Rades geben. Nur die Darmschenkel sind mit einem Epithel ausgekleidet. Die bedeutende Größenzunahme der Darmwand scheint weniger durch Theilung der schon bei der Cerkarie vorhandenen Zellen, als vielmehr durch eine Vergrößerung derselben zu Stande zu kommen.

Bei der Cerkarie beträgt der Durchmesser des Darmes ca. 20 $\mu$, bei einem Distomum, 24 Stunden nach Verlassen der Cyste, dagegen 80 $\mu$. Die Flächenzunahme des Darmes geschieht demnach im Verhältnis von 1 : 16. Die Zahl der auf einem Querschnitt getroffenen Zellen nimmt dagegen höchstens im Verhältnis von 1 : 2 zu.

Diese Art des Flächenwachsthums ist auch für die übrigen flächenhaft, resp. röhrig gebauten Organe des Distomum, das Gefäßsystem und die Ausführungsgänge der Genitalorgane, typisch.

Auch die einzelnen Zellen des Darmes erleiden eine Gestaltveränderung. Während sie sich bei der Cerkarie eng an einander schlossen, und ihre inneren Wände eine regelmäßige, glatte Cylinderoberfläche bildeten, springen beim Distomum die einzelnen Zellen als unregelmäßige Zotten in das Lumen des Darmes vor (Fig. 21), so dass sie dasselbe zuweilen gänzlich ausfüllen. Dieser Umstand rechtfertigt die Vermuthung früherer Beobachter, dass die Darmzellen amöboid beweglich sind.

Die dem Darme benachbarten Mesenchymfasern legen sich, in Folge des Wachsthums, dicht der äußeren Darmwand an, wobei zugleich die Kerne sich abplatten. Ob nun diese lockere, bindegewebige Hülle dem Darm oder dem Mesenchym zuzurechnen ist, muss dem Ermessen des Einzelnen überlassen bleiben.

Auch bei dem Exkretionsapparat (Fig. 16 *eo*) kommt die sehr beträchtliche Größenzunahme, wie bereits bemerkt wurde, nicht durch Zelltheilung, sondern durch Dehnung der einzelnen Zellen zu Stande. Während jedoch beim Darm das Wachsthum der einzelnen Zellen nach allen drei Dimensionen stattfindet, fehlt bei dem Exkretionsapparat das Dickenwachsthum, ja die Kerne rücken so weit aus einander, und die Wand wird so dünn, dass sie von den meisten Beobachtern als völlig strukturlose Membran beschrieben wurde (Fig. 21 *eo*). An der Ausmündungsstelle der Blase hat die Wand ihre frühere Stärke bewahrt und fungirt hier als Schließmuskel.

Das Nervensystem bewahrt im Allgemeinen die Gestalt, welche

es schon in der Cerkarie hatte, nur sondern sich hier die Elemente etwas schärfer.

In der faserigen Gehirnmasse liegen spärliche, bipolare Ganglienzellen mit einem größten Durchmesser von ca. 20 $\mu$. Die Kerne sind elliptisch und messen in der Länge ca. 6 $\mu$. Um das Kernkörperchen herum liegt ein Hof von blasser, homogener Grundsubstanz, während man an der Peripherie eine schwache Körnelung wahrnimmt.

Umgeben ist das Gehirn von der schon beschriebenen Zellenlage mit kleinen, dicht gelagerten und dunkel gefärbten Kernen.

Innerhalb der Saugnäpfe, welche wie bei den Cerkarien aus Muskelfibrillen und den Resten der Bildungszellen bestehen, tritt ebenfalls eine schärfere Sonderung der Elemente ein.

Indem die Plasmareste mit einander anastomosiren und um die Kerne herum größere, dunkel gefärbte Höfe bilden, gewähren sie den Anblick eines Bindegewebes oder auch eines Nervenplexus. In der That sind diese Zellreste von den meisten Forschern als Ganglienzellen beschrieben, z. B. von Stieda (29, p. 54), Taschenberg (30, p. 23), Sommer (24, p. 562) und Kerbert (25, p. 548), während Looss (28, p. 400) dieselben für bindegewebige Elemente hält, welche theils aus Resten der ursprünglichen Bildungszellen, theils aus eingewanderten Parenchymzellen hervorgegangen sind. Das Letztere halte ich für unwahrscheinlich, da die Saugnäpfe schon sehr früh durch eine starke Membran gegen das Parenchym abgegrenzt werden.

Die bisherigen Ansichten über den Bau des Mesenchyms sind bei aller sonstigen Verschiedenheit in dem Punkte übereinstimmend, dass dieses Gewebe aus zwei ganz differenten Gewebselementen besteht.

Die Hauptmasse des Mesenchyms wird gebildet durch ein Maschenwerk von Bindegewebszellen. In dieses Maschenwerk sind andere Elemente eingelagert, welche sehr verschiedene Deutungen erfahren haben. Leuckart beschreibt dieselben bei Distomum hepaticum u. a. als große, mit einer hellen Flüssigkeit gefüllte Zellen, die den Zellen des Pflanzengewebes oder der Chorda dorsalis ähnlich sehen (15, p. 457). Nach Kerbert (25, p. 542) sind es beim Distomum Westermanni dagegen membranlose Zellen, theils von runder, theils von sehr unregelmäßiger Gestalt. Looss (28, p. 398) deutet sie als »Reste der ursprünglichen Bildungszellen, bestehend aus einem meist deutlichen Kern, um den ein Hof wenig dichten Protoplasmas angesammelt ist, der nach außen ganz allmählich abnimmt«.

In Wirklichkeit sind diese Gewebselemente entweder identisch mit den bei den Cerkarien beschriebenen »Blasenzellen« (Fig. 15 *bz*), oder aber sie sind Rudimente derselben. Bei Distomum hepaticum, Distomum lanceolatum (Leuckart, 15, p. 457) und Gasterostomum

(Ziegler, 18, p. 18) scheinen diese Blasenzellen ihr ursprüngliches Aussehen völlig gewahrt zu haben, bei anderen dagegen, z. B. Distomum palliatum (Looss) und Distomum Westermanni (Kerbert) haben sie ihre Turgescenz verloren und sind zu unregelmäßigen Lückenräumen geworden. Das Letztere ist auch in manchen Körperpartien des Distomum endolobum der Fall.

Während die kleinen Kerne der Bindegewebszellen durch ihre dunkle Färbung deutlich hervortreten, sind diejenigen der Blasenzellen meist nicht mehr nachweisbar.

Parenchymmuskeln sind nur schwach entwickelt und zeigen keine wesentlichen Verschiedenheiten gegenüber denen der Cerkarie.

Die Dotterzellen gehen durch Metamorphose aus Parenchym- oder Meristemzellen hervor, und zwar tritt diese Metamorphose erst kurz vor der weiblichen Geschlechtsreife ein. Bis zu diesem Zeitpunkt bewahren die betreffenden Zellen den indifferenten Charakter der Meristemzellen. Die Hypothese Gegenbaur's, wonach die Dotterdrüsen als degenerirte Theile des Ovariums und die Dotterzellen als Pseudo-Eizellen zu deuten sind, beruht demnach auf Irrthum. Die Dotterzellen liegen entweder einzeln oder in Aggregaten von zwei bis vier Individuen im Mesenchym zerstreut, während sie nach van Beneden bei Amphistomum subclavatum als Epithelzellen an der Innenwand einer Blase mit selbständiger Wandung sitzen (32, p. 22).

Bei der Umwandlung bewahren die Kerne ungefähr ihre frühere Größe und Gestalt (5—6 $\mu$), während das Plasma bedeutend an Umfang zunimmt (15 $\mu$). Zugleich verliert dasselbe seine homogene, respektive sehr feinkörnige Beschaffenheit und zerfällt in ziemlich große, gelbliche, glänzende Körner, welche keine Farbstoffe aufnehmen.

Der Weg, auf welchem die Dotterzellen in die Schalendrüse gelangen (Fig. 24 *dz*), hat wahrscheinlich keine eigenen Wandungen, sondern wird aus Mesenchymlücken gebildet.

An der hinteren Rückenfläche bemerkt man oft große Zellen mit feinkörnigem Inhalt, wie sie bei den Cerkarien als »Hautdrüsen« beschrieben wurden (Fig. 15 *hdn*). Es wird daher gerechtfertigt sein, auch beim Distomum für diese Gebilde jenen Namen beizubehalten.

## Die Genitalorgane.

Die Veränderungen, durch welche die Cerkarie in das Distomum übergeht, sind naturgemäß am tiefgreifendsten am Genitalapparat, da neben der Erzeugung von Geschlechtsstoffen alle übrigen Funktionen in den Hintergrund treten.

Die äußeren Veränderungen, welche die Genitalanlage der Cerkarie

erleidet, wurden bereits oben besprochen, und es erübrigt nur noch eine Betrachtung der histologischen Veränderungen.

Die Hoden (Fig. 23) umgeben sich mit einer dünnen Membran, in welcher man spärliche, abgeflachte Kerne antrifft.

Die Spermabildung beginnt an den central gelegenen Zellen, während die peripherischen vorerst ihre Größe (5—6 $\mu$) und ihr Aussehen nicht ändern. Diese peripherischen Kerne, welche dicht gedrängt in einem spärlichen Plasma ohne Zellgrenzen liegen, färben sich stark und lassen das Kernkörperchen nur schwach hervortreten. Der erste Schritt zur Spermabildung scheint darin zu bestehen, dass das Kernkörperchen verschwindet und an seine Stelle eine Anzahl von dunklen, oft peripherisch angeordneten Chromatinkörnern tritt. Darauf theilt sich der Kern successive in eine Anzahl von Theilkernen (Fig. 23), welche bis auf 16 steigen kann. Die Theilkerne rücken an die Peripherie der Zelle, deren Plasma sich inzwischen bedeutend vermehrt hat. Auf diese Art entsteht eine Spermatogemme von 15—20 $\mu$ Größe, welche im Inneren ein feinkörniges, blasses Plasma enthält, während an der Peripherie die Theilkerne liegen (Fig. 23). Die letzteren haben einen Durchmesser von 2,5—3 $\mu$, sind also bedeutend kleiner, als die ursprünglichen Zellkerne. Aus den Theilkernen geht je ein Spermatozoenköpfchen hervor, während das Plasma in den Schweif von 20—30 $\mu$ Länge umgewandelt wird. Ob sich die Theilkerne vor dieser Metamorphose mit einem eigenen Plasmahof, so wie mit einer Membran umgeben, habe ich nicht feststellen können. Die aus einer Spermatogemme hervorgegangenen Samenfäden vereinigen sich zu sogenannten Locken (Fig. 23), welche ihren Zusammenhang auch noch bei ihrem späteren Transporte bewahren.

Die Samenleiter habe ich wegen ihrer geringen Stärke (3—4 $\mu$) nirgends in ganzer Länge verfolgen können, jedoch scheint es mir, als ob sie sich vor ihrer Einmündung in den Cirrhusbeutel vereinigen; wenigstens habe ich an dieser Einmündungsstelle nur einen einfachen Strang beobachtet. Auch in der Wand dieser Samenleiter sind in ziemlich großen Abständen einzelne abgeplattete Kerne nachweisbar (Fig. 21 *sd*).

## Der Cirrhusbeutel.

Schon an dem kolbenförmigen Genitalzellenkomplex der Cerkarie (Fig. 15 *aa*) ist, wie oben gezeigt wurde, eine Abplattung der äußeren Zellen bemerkbar. Bei Distomen, welche soeben die Cyste verlassen haben, sind diese peripherischen Zellen zu einer festen Hülle, der äußeren Wand des Cirrhusbeutels, vereinigt (Fig. 18 *cb*), während sich

einige der inneren Zellen blasenförmig vergrößert haben (*bz*). Auf einem fortgeschrittenen Stadium sehen wir, dass sich in dem äußeren Schlauche ein innerer gebildet hat, dessen Lumen durch Resorption der Blasenzellen entstanden ist (Fig. 20). In dem oberen Theile des äußeren Schlauches sind die Zellkerne in Folge des stärkeren Wachsthums weit aus einander gerückt, und in demselben Verhältnis hat sich die Wand verdünnt. Der innere Schlauch ist in seinem oberen Theile, welchen man als »Samenblase« (*sb*) bezeichnet, ebenfalls sehr weit, dünnwandig und mehrfach gewunden, während der als »Penis« (*p*) bezeichnete untere Theil dicke, muskulöse Wandungen besitzt und von viel geringerer Weite (8 $\mu$) ist. Der Raum zwischen dem inneren und äußeren Schlauche ist ausgefüllt von einem großzelligen, parenchymatischen Gewebe (Fig. 20 *pz*).

Der ganze Cirrhusbeutel ist von einer lockeren, bindegewebigen Hülle umkleidet, welche in Bezug auf Aussehen und Entstehung der bindegewebigen Darmhülle entspricht.

### Das Ovarium.

Auch im Ovarium unterliegen zunächst die centralen und die der Schalendrüse benachbarten Zellen derjenigen Metamorphose, welche zur Eibildung führt, während die peripherischen Zellen zunächst noch unverändert bleiben.

Die homogen erscheinenden Kerne der letzteren sind von mäßiger Größe; sie enthalten jedoch ein großes und stark gefärbtes Kernkörperchen. In dem spärlichen Plasma sind keine Zellgrenzen zu erkennen (Fig. 24). Die Kerne der centralen Zellen sind größer, blass gefärbt und von einer körnigen Zusammensetzung. Das homogene Zellplasma ist bedeutend stärker entwickelt, als dasjenige der peripherischen Zellen und läuft in unregelmäßige, amöboide Fortsätze aus. Umgeben ist der Eierstock von einer dünnen Membran mit spärlichen, abgeplatteten Kernen (Fig. 24 *ovh*).

Aus dem Eierstock gelangen die reifen Eizellen durch eine ziemlich weite Öffnung in die links davon gelegene Schalendrüse (Fig. 21 und 24 *sdr*).

Dieselbe ist als Anfangstheil des Eileiters zu betrachten und unterscheidet sich von den übrigen Theilen desselben nur durch den Besitz von Drüsenzellen, welche die Schalensubstanz absondern und durch ihre größere Weite (30 $\mu$). Die drüsigen Wandzellen sind unregelmäßig gruppirt und enthalten ein helles Plasma mit kleinen Kernen. Die Abgrenzung gegen das Mesenchym ist keine so scharfe, wie beim Ovarium.

Eine kleine, seitliche Aussackung dieser Wand bildet das Receptaculum seminis (Fig. 24 *rs*), welches stets mit Sperma gefüllt ist.

Auch der Laurer'sche Kanal, welcher bei den von mir untersuchten jugendlichen Exemplaren sehr schwach entwickelt war, nimmt aus der Schalendrüse seinen Ursprung (Fig. 16 *lc*). Er verläuft dicht unter der Rückenfläche in einem Bogen, dessen konkave Seite dem Ovarium zugekehrt ist und mündet in geringer Entfernung hinter diesem Organ. Der Kanal ist von ziemlich gleichmäßiger Dicke; der größte Durchmesser beträgt etwa 5 $\mu$, während die strukturlose Wandung 1—1,5 $\mu$ dick ist.

In dem Hohlraum der Schalendrüse geht der Eibildungsprocess vor sich, in Betreff dessen meine Beobachtungen mit der Darstellung H. Ludwig's (33, p. 20) im Wesentlichen übereinstimmen. In diesem Hohlraume bemerkt man neben Eizellen, Dotterzellen und Sperma meistens ein bis zwei in Bildung begriffene Eier (Fig. 21 und 24 *o*). Es tritt stets eine Eizelle, kenntlich durch ihren großen, gekörnten Zellkern und das homogene Plasma, mit einer Anzahl von Dotterzellen zusammen. Der ganze Komplex wird von einer zunächst dünnen und glashellen, später gelblich gefärbten Schalensubstanz umschlossen, und zwar derart, dass die Eizelle stets an dem einen Pole liegt. Der Längsdurchmesser eines Eies beträgt bei Distomum endolobum 50 $\mu$, der Querdurchmesser ungefähr die Hälfte.

Die Eifurchung konnte ich nur bis zur ersten Zweitheilung verfolgen. Die Dotterzellen zerfallen erst nach ihrem Eintritt in das Ei. Die Eizelle scheint die Dottersubstanz nach Art einer Amöbe zu fressen, wenigstens habe ich zuweilen in dem homogenen Plasma derselben gelbliche, glänzende Dotterkörner beobachtet.

Wie bereits oben erwähnt wurde, hat der Eileiter vor der weiblichen Geschlechtsreife die Gestalt eines starken, soliden Zellenstranges (Fig. 17 und 19 *ovd*), welcher, von der Schalendrüse ausgehend, sich links um den Saugnapf herum krümmt und dicht neben dem Cirrhusbeutel an der Bauchfläche endet. Bald tritt ein intensives Längenwachsthum ein; die einzelnen Kerne rücken weit aus einander und kennzeichnen sich schließlich nur noch durch ihre starke Färbbarkeit als Abkömmlinge der Genitalzellen (Fig. 21 *ovd*). Die Wand des Eileiters wird außerordentlich dünn, so dass dieselbe von manchen Beobachtern als vollständig strukturlos beschrieben wurde. Nur der letzte Abschnitt des Eileiters, welcher sich eng an den Cirrhusbeutel anschließt, macht eine Ausnahme, indem seine Wandung ziemlich dick (3 $\mu$) und cuticulaartig wird, während das Lumen verhältnismäßig eng bleibt (Fig. 20 *ovd*). Um diesen Endtheil herum gruppiren sich Zellen von spindelförmiger

Gestalt, mit hellem Plasma und ziemlich großen Kernen (Fig. 22 *ocd*), welche wahrscheinlich als Drüsenzellen zu deuten sind.

### Cercaria ornata.

Die Cercaria ornata aus Planorbis corneus steht der Cercaria armata in jeglicher Beziehung sehr nahe.

Der hauptsächlichste anatomische Unterschied besteht in dem abweichenden Größenverhältnis der Saugnäpfe. — Während bei der Cercaria armata dieselben nahezu gleich waren, verhält sich bei der Cercaria ornata der Durchmesser des Mundsaugnapfes zu dem des Bauchnapfes wie 5 zu 3. Die Cystendrüsen sind bei der Cercaria ornata schärfer umgrenzt und fallen dem Beobachter daher leichter auf, als bei der Cercaria armata. Die muskulösen Schenkel des centralen Gefäßsystems treten der eigentlichen unpaaren Blase gegenüber mehr an Größe zurück, als bei der Cercaria armata. Der vordere, keulenförmige Genitalzellenkomplex, aus welchem der Cirrhusbeutel hervorgeht, ist aus der Medianlinie herausgetreten und endet an dem seitlichen Körperrande. Die parenchymatischen Gewebselemente zeigen eine noch zartere Struktur als bei der Cercaria armata, mit welchem Umstande wahrscheinlich auch die größere Kontraktilität zusammenhängt. Dieser Umstand macht auch die histologische Untersuchung viel schwieriger, als bei der Cercaria armata. Im Übrigen sind jedoch die histologischen Unterschiede zwischen diesen beiden Formen so gering, dass eine ausführliche Beschreibung der Cercaria ornata als Wiederholung erscheinen würde.

### Distomum clavigerum.

Die Cercaria ornata entwickelt sich im Frosch und zwar hauptsächlich in Rana temporaria zum Distomum clavigerum, wie bereits Pagenstecher durch Fütterungsversuche festgestellt hat.

Die Unterschiede zwischen dem Distomum endolobum und dem Distomum clavigerum sind naturgemäß größer als zwischen den entsprechenden Cerkarien.

Der Darm reicht nicht bis an das hintere Körperende, sondern nähert sich demselben nur bis auf $^1/_4$ der Körperlänge. Dafür erreicht er jedoch die beträchtliche Weite von 160 $\mu$ im ausgestreckten Zustande (die Messungen beziehen sich auf ein ausgewachsenes Exemplar von 2,25 mm Länge und 0,8 mm Breite). Durch die Verkürzung der Darmschenkel wird es den hinter ihnen liegenden Hoden ermöglicht (Fig. 25 *t*), trotz ihres bedeutenden Wachsthums, ihre Lage symmetrisch zur Medianebene zu bewahren. Das seitlich vor dem Bauchnapf liegende Ovarium (Fig. 25 *ov*) nimmt bei vollständig entwickelten Exemplaren eine

gelappte Gestalt an. Nach hinten geht der Eierstock in die Schalendrüse (Fig. 25 *sdr*) über, welche sich in einem Bogen um den hinteren Rand des Saugnapfes herumzieht, um sich sodann in den Eileiter fortzusetzen. Von der Schalendrüse aus verläuft der circa 120 $\mu$ lange und 8 $\mu$ dicke Laurer'sche Kanal in gewundener Linie zur Rückenfläche, wo er mit einer halbkugelförmigen Erweiterung (15 $\mu$) endet (Fig. 25 *lc*).

Eine seitliche Aussackung der Schalendrüsenwand fungirt als Receptaculum seminis (*rs*). Der Eileiter, welcher bei jungen Thieren nur eine gerade nach hinten verlaufende Schlinge bildet (Fig. 27 *ovd*) und eine starke, zellige Wandung besitzt, nimmt bei fortschreitendem Wachsthum die bei Distomum endolobum beschriebene Struktur an und bildet zwischen der Schalendrüse und dem hinteren Körperpole fünf bis acht transversale Schlingen (Fig. 25). Von dem hinteren Körperende wendet er sich wieder nach vorn, kreuzt in seinem Endabschnitte den Cirrhusbeutel und mündet, sich zurückbiegend, unmittelbar neben dem Penis (*p*) in eine gemeinsame Kloake (Fig. 25 und 26).

Die Dotterstöcke (Fig. 25 *dz*) liegen fast vollständig in der vorderen Körperhälfte und haben hier eine mehr traubige Gestalt, als bei dem Distomum endolobum. Die einzelnen Zellen zerfallen meistens schon vor dem Eintritt in die Schalendrüse, wohin sie durch zwei Dottergänge von 10—15 $\mu$ Weite gelangen. Die Hoden (*t*) haben einen größten Durchmesser von 250 $\mu$. Von ihnen aus gelangt das Sperma durch die Spermadukte, welche sich vorn vereinigen, in die Samenblase. Der Cirrhusbeutel erreicht eine Länge von 560 $\mu$ bei einer größten Weite von 180 $\mu$. Er hat die Gestalt einer langgestreckten Keule, welche mit dem vorderen, spitzen Ende den seitlichen Körperrand, mit dem hinteren aber den Bauchsaugnapf berührt. In seinem Inneren liegt nach hinten die Samenblase (Fig. 25 *sb*). Auf diese folgt nach vorn ein kugelförmiges Organ (*pdr*), welches seinerseits in den Penis (*p*) übergeht.

An dem centralen Theile des Gefäßapparates (Fig. 25 *eo*) sind die Schenkel nur schwach entwickelt. Im Inneren der Blase liegen stets kleine, gelbliche, glänzende Körner, welche wahrscheinlich aus Guanin bestehen.

### Histologische Struktur.

Die Unterschiede zwischen Distomum endolobum und Distomum clavigerum sind in Bezug auf histologische Verhältnisse weniger groß, als in Bezug auf den anatomischen Bau.

In der Darmwand bemerkt man häufig vacuolenartige Zellen, welche schon am lebenden Thiere durch ihren hellen, stark lichtbrechen-

den Inhalt auffallen. Auch Ziegler hat derartige Zellen in der Darmwand von Gasterostomum fimbriatum nachgewiesen (18, p. 20).

Die histologische Struktur des Eierstockes und der Hoden, so wie die Ei- und Spermabildung zeigen dasselbe Verhalten wie beim Distomum endolobum. Unser Hauptinteresse nimmt der männliche Ausführungsapparat in Anspruch.

Der Cirrhusbeutel ist nach demselben Princip gebaut, wie beim Distomum endolobum, jedoch erreicht er sowohl in Bezug auf Größe als auf Differenzirung der einzelnen Theile eine höhere Ausbildungsstufe. Die äußere Wand ist etwa 12 $\mu$ dick. Innerhalb derselben bemerkt man abgeplattete Kerne, so wie zahlreiche longitudinale und ringförmige Muskelfibrillen (Fig. 26). Der innere Schlauch besteht, wie schon erwähnt wurde, aus drei Theilen. Die stets mit Sperma gefüllte Samenblase hat die Gestalt eines gewundenen Sackes mit dünnen Wänden. Auf sie folgt, durch eine Einschnürung abgegrenzt, ein kugeliges Organ von 150 $\mu$ Durchmesser und mit 8 $\mu$ dicken, muskulösen Wänden (Fig. 26 *pdr*). Die innere Wand dieser Kugel trägt ein einschichtiges Epithel von dünnwandigen Zellen, welche in radialer Richtung so stark in die Länge gestreckt sind, dass sie nur ein kleines Lumen frei lassen. Das Plasma dieser Zellen ist sehr feinkörnig, die Kerne liegen an der Wand des Organes. Offenbar haben wir es hier mit einem drüsigen Organ zu thun, welches man als »Prostatadrüse« bezeichnen könnte.

Nach vorn geht dieses Organ in den Penis über, welcher eine ziemlich gleichmäßige Dicke von 40—50 $\mu$ hat. Die Wandungen desselben sind sehr stark und mit Ring- und Längsmuskeln ausgestattet.

Der Raum zwischen der äußeren Wand des Cirrhusbeutels und dem inneren Schlauche ist ausgefüllt mit einem großzelligen, parenchymatischen Gewebe.

In dem Endtheile des Eileiters ist, wie bei Distomum endolobum, die Wand bedeutend verdickt (8 $\mu$) und nimmt eine cuticulaartige Struktur an. Zugleich verengt sich das Lumen bis auf $^1/_5$ seiner sonstigen Weite (Fig. 26).

Um diesen Endabschnitt herum gruppiren sich drüsenartige Zellen in derselben Weise wie beim Distomum endolobum.

Der äußere Rand der Kloake ist mit kräftigen Ringmuskeln versehen (Fig. 26). Wenn dieselben durch ihre Kontraktion die Öffnung schließen, so ist das aus dem Penis hervortretende Sperma gezwungen, direkt in den Eileiter überzutreten.

## Cercaria echinata.

Schon v. Siebold und Steenstrup machten die Entdeckung, dass in den Ammen häufig wieder Ammen erzeugt werden, und zwar nach Steenstrup ausschließlich während der Wintermonate (21, p. 72). Eben so ist es nach Leuckart beim Distomum hepaticum.

Die Redie der Cercaria echinata scheint in dieser Beziehung eine Ausnahme zu machen, denn ich fand auch im Mai und Juni neben den Cerkarien jugendliche Redien.

Diese in derselben Redie erzeugten Cerkarien und Redien entstehen nicht nur aus denselben Keimzellen, sondern die ersten Differenzirungserscheinungen sind auch im Wesentlichen bei ihnen homolog. Auch bei der Redienentwicklung findet eine unregelmäßige Klüftung statt. Einige peripherische Zellen der so entstandenen Morula bilden in genau derselben Weise, wie bei den Cerkarien, eine cuticulaartige Hautschicht, welcher ein Hautmuskelschlauch unmittelbar anliegt. Die central gelegenen Furchungskugeln des Vorderkörpers gruppiren sich zu einer soliden, unpaaren Darmanlage, deren axiale Zellen degeneriren und dadurch die Bildung des Darmlumens vermitteln (Fig. 34 *d*). Am vorderen Körperpole wird sodann ein Mundsaugnapf abgegrenzt.

Ich gebrauche für dieses Organ die Bezeichnung »Mundsaugnapf«, weil es sowohl hinsichtlich seiner Entstehung, als auch seiner definitiven Gestaltung und Funktion vollständig dem Mundsaugnapf der Cerkarien entspricht.

Die sonst übliche Benennung »Pharynx« könnte dagegen leicht zu der falschen Analogisirung dieses Organes mit dem »Pharynx« der Cerkarien Anlass geben.

Hinter dem Darm bemerkt man eine Gruppe von Zellen (Fig. 34 *kz*), welche sich durch ihre großen, hellen Kerne und das homogene, dunklere Plasma deutlich von den übrigen Furchungszellen unterscheiden; es sind die »Keimzellen« der Redie.

Von den zwischen Darm und Körperwand gelegenen Meristem- oder Parenchymzellen geht ein Theil durch die schon beschriebene Metamorphose in »Blasenzellen« (Fig. 34 und 32 *bz*) über, wodurch diese Gewebspartie das Aussehen eines Mesenchyms erhält.

Am hinteren Rande des Mundsaugnapfes gruppirt sich eine Anzahl von kleinen, dichtgelagerten Zellkernen, aus denen später das Nervensystem hervorgeht (Fig. 34 *n*). Bei der ausgebildeten Redie sind die Wandzellen (»Epithelzellen« von Schauinsland) durchweg in einer einfachen Schicht angeordnet.

Die großen, unregelmäßig gestalteten Darmzellen enthalten ein

feinkörniges Plasma und große, helle Kerne (Fig. 32 *d*). Die benachbarten Stränge des Mesenchyms legen sich der Darmfläche dicht an und bilden auf diese Art eine bindegewebige Hülle (Fig. 32 *bg*).

Im Mundnapf unterscheidet man wie bei den Cerkarien Muskelfibrillen und dazwischen die Plasmareste und Kerne der ursprünglichen Bildungszellen (Fig. 32).

Das Nervensystem (Fig. 32 *n*) ist verhältnismäßig hoch differenzirt. Es hat in seinem centralen Theile die Gestalt eines Ringes, welcher dicht hinter dem Mundnapf den Darm umschließt. In diesem Ringe liegen zwei starke, laterale Anschwellungen, welche den Gehirnlappen der Cerkarien entsprechen. Von jeder Anschwellung geht je ein Nervenstrang nach vorn und hinten ab. Im Inneren der Gehirnsubstanz beobachtet man blasse Ganglienzellen (*g*), während das ganze Organ umlagert ist von kleinen, mit Hämatoxylin sich stark färbenden Zellkernen (*ns*).

### Cercaria echinata. (Anatomie.)

Betreffs der äußeren Beschreibung der Cercaria echinata verweise ich auf Moulinié (12, p. 18), welcher die Beobachtungen der früheren Autoren zusammengestellt hat.

Seiner Schilderung habe ich hinzuzufügen, dass man das Nervensystem (Fig. 30 *n*) mit Hilfe einer leichten Pressung schon am lebenden Thiere beobachten kann. Auch die Hoden (*t*) so wie die Flimmertrichter vermag man auf diese Weise zu erkennen.

Die Exkretionsgefäße (Fig. 30 *eo*) steigen in gewundenen Linien von der Blase bis zum Mundsaugnapf empor. Zwischen Mundnapf und Pharynx nähern sich die beiden Äste der Medianlinie fast bis zur gegenseitigen Berührung, um sodann wieder aus einander zu weichen und, eine Schlinge bildend, neben dem Darme nach hinten zu verlaufen.

Die aufsteigenden Äste sind in ihrer vorderen Hälfte mit stark lichtbrechenden Kugeln angefüllt (Fig. 30 *eo*), welche ziemlich allgemein bei den Cerkarien vorzukommen scheinen (Moulinié, 12, p. 222).

#### Histologische Struktur der Cercaria echinata.

Die Hautschicht so wie die darunter liegende Hautmuskelschicht sind bei der Cercaria echinata nur sehr schwach entwickelt.

Im Bereich des Halswulstes bemerkt man in der Haut deutliche Stachelbildungen, während im Übrigen die Stacheln nur andeutungsweise vorhanden sind.

Die Saugnäpfe zeigen, abgesehen von dem fehlenden Mundstachel, dieselbe Struktur wie bei der Cercaria armata.

Der Pharynx ist ziemlich schwach entwickelt.

Eine eigenthümliche Ausbildung erfährt der Darm. Die erste Anlage desselben entspricht genau der bei Cercaria armata beschriebenen. Merkwürdigerweise bildet er jedoch kein Lumen, sondern bleibt auf dem ersten Stadium der Entwicklung stehen. Das Plasma der Darmzellen färbt sich sehr stark, während die Kerne durch hellere Färbung hervortreten. Auf Querschnitten durch den Darm, welcher einen Durchmesser von etwa 14 $\mu$ hat, trifft man meistens vier regelmäßig angeordnete Zellkerne. Wahrscheinlich dienen die Darmzellen zur Ablagerung von Reservenährstoffen.

Von dem Exkretionsorgan sind auf Schnitten nur die beiden aufsteigenden Schenkel bis zum Bauchsaugnapf und die Blase zu verfolgen, denn nur diese Theile haben zellige Wandungen. Das Plasma der Wandzellen erscheint auf gefärbten Schnitten glashell, die Kerne klein und abgeplattet. Die Dicke der beiden Äste beträgt dicht oberhalb der Gabelung etwa 7 $\mu$.

Das Nervensystem zeigt im Allgemeinen dieselbe Gestaltung, wie bei der Cercaria armata, jedoch gelang es mir nicht, einen dem »Rückennerven« (*rn*) jener Form entsprechenden Nerv nachzuweisen.

Die Zellschicht, welche die Nervenmasse umgiebt, trägt hier noch mehr den Charakter einer Nervenscheide, als bei den oben besprochenen Formen (Fig. 33 *ns*). Ihre kleinen (2 $\mu$), dunkel gefärbten Kerne begleiten auch die Hauptnerven und gewähren durch ihre Abplattung und starke Färbung einen ähnlichen Anblick wie die Wandzellkerne des centralen Gefäßapparates.

## Genitalorgane.

Die beiden Hoden (Fig. 30 und 33 *t*) liegen symmetrisch zur Medianlinie in dem Winkel zwischen dem Bauchsaugnapf und den Schenkeln des Exkretionsorganes. Die Trennung derselben erfolgt erst bei der ausgebildeten Cerkarie. Von den Hoden aus ziehen sich die Samenleiter (Fig. 35 *sd*) nahe über dem Saugnapf hin, biegen sich an der vorderen Seite desselben abwärts und münden, nachdem sie sich vereinigt haben, an der Bauchfläche nach außen. Die Ausmündungsstelle ist durch eine trichterförmige Einsenkung der Oberfläche gekennzeichnet. Der Durchmesser der Samenleiter beträgt 4 $\mu$. Die Zellen enthalten ein helles, homogenes Plasma, während die kleinen, abgeplatteten Kerne sich durch ihre dunkle Färbung als Abkömmlinge der Genitalzellen kennzeichnen. Die Gänge sind scharf kontourirt. Die Hoden bestehen aus Haufen von dichtgelagerten Zellen mit kleinen, sehr dunkel gefärbten Kernen, in denen Kernkörperchen nicht immer nachweisbar sind.

Die Ovarialanlage liegt oberhalb des Saugnapfes, etwas dem

vorderen Körperende genähert. Sie ist von elliptischer Gestalt. Die Länge des größten Durchmessers, welcher von vorn und unten nach hinten und oben gerichtet ist, beträgt ca. 30 $\mu$. Die Zellkerne ähneln durchaus denen des Hodens.

Das Körperparenchym wird zum größten Theile durch ein Gewebe repräsentirt, welches bei den bisher beschriebenen Cerkarien nicht vorhanden ist. Dieses Gewebe bildet eine sehr starke Schicht, welche sich vom Pharynx an unter der ganzen Rückenfläche hinzieht, so dass nur die seitlichen Körperränder und der Vorderkörper bis zum Pharynx davon frei bleiben (Fig. 33, 34, 35 *gkz*). Die einzelnen Zellen dieses Gewebes sind in vertikaler Richtung stark verlängert, so dass ihr Durchmesser in dieser Richtung der halben Körperhöhe gleich kommt. Die vertikalen Seitenwände haben sich regelmäßig polygonal abgeplattet. Die Gestaltung der ganzen Schicht lässt sich mit einer Bienenwabe vergleichen oder auch mit der »Palissadenzellschicht« in dem Parenchym der assimilirenden Laubblätter. In der Grundsubstanz dieser Zellen, welche sich fast gar nicht färbt, liegen zahlreiche glänzende Körnchen von gelblicher Färbung, wodurch die Zellen ein charakteristisches Aussehen erhalten. Ich bezeichne diese Zellen daher auch als »Körnerzellen«. Die Kerne sind klein und färben sich sehr stark.

Da ich das Distomum der Cercaria echinata nicht untersucht habe, so halte ich es nicht für angebracht, über die physiologische Bedeutung dieser Zellen Hypothesen aufzustellen. Erwähnen will ich nur, dass DE LA VALETTE an den Cysten der nahe verwandten E. echinifera außer den homogenen, äußeren Schichten auch eine starke, innere, gekörnte Schicht (Stratum corrugatum) beschreibt, welche vielleicht jenen Zellen ihren Ursprung verdankt. Vielleicht sind auch die zu schlauchartigen Massen gruppirten körnigen Zellen, welche nach LEUCKART (16 c, p. 3) in der Cerkarie des Distomum hepaticum vorkommen und nach der Encystirung verschwinden, den »Körnerzellen« der Cercaria echinata an die Seite zu stellen.

Im Übrigen finden wir in dem Körperparenchym dieselben Gewebselemente wieder, welche schon bei der Cercaria armata beschrieben wurden. Direkt unter der Haut zieht sich eine dünne Schicht parenchymatischen Gewebes mit zahlreichen, dunkel gefärbten Kernen hin (Fig. 33). Ferner sind zahlreiche Blasenzellen vorhanden, welche unter der Wandzellenschicht liegen (Fig. 33 *bz*). In der unteren Körperhälfte, zwischen Darm und Bauchfläche, zeigt das Parenchym bereits eine mesenchymähnliche Ausbildung (Fig. 35). In dieser Mesenchymschicht, besonders in der Nähe der Saugnäpfe, beobachtet man spindelförmige Hautdrüsenzellen (Fig. 33, 34, 35 *hdr*), welche mitunter die halbe Größe

des Saugnapfes erreichen. Sie enthalten ein schwach gefärbtes, feinkörniges Plasma und große, homogene Kerne.

Der Schwanz ist nach demselben Princip gebaut wie bei der Cercaria armata, jedoch sind die Blasenzellen zwischen der inneren und äußeren kontraktilen Schicht viel größer und weniger zahlreich, als bei jener Form (Fig. 36 *bz*).

Merkwürdigerweise hat bisher nur Steenstrup diese Blasenzellen beobachtet, während allen späteren Forschern diese Gebilde entgangen sind (21, p. 55). Allerdings deutet Steenstrup dieselben nicht als mechanische, sondern als drüsige Gewebselemente, was wohl kaum der Wirklichkeit entsprechen möchte.

Die Cercaria spinifera aus Planorbis corneus steht der Cercaria echinata in jeder Beziehung so nahe, dass eine besondere Beschreibung unnöthig erscheint.

Leipzig, im August 1885.

---

## Litteraturverzeichnis.


1) O. F. Müller, Vermium terrestrium et fluviatilium historia. 1773.
2) Eichhorn, Beiträge zur Naturgeschichte der kleinsten Wasserthiere. 1781.
3) C. L. Nitzsch, Beiträge zur Infusorienkunde oder Naturbeschreibung der Zerkarien und Bazillarien. 1817.
4) Bojanus, Notice sur les Cercaires. Isis. 1818.
5) v. Baer, Beiträge zur Kenntnis der niederen Thiere. Nov. Acta Acad. Leop. Car. Nat. Cur. 1826.
6) Ehrenberg, Infusionsthierchen. 1828.
7) C. v. Siebold, Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte. 1835. I und Burdach's Physiologie. II. 1837.
8) Dujardin, Histoire naturelle des Helminthes. 1845. p. 349—482.
9) van Beneden, Mémoire sur les vers intestinaux. Paris 1858.
10) Ph. de Filippi, Mémoire pour servir à l'histoire génétique des Trématodes. 1854.
11) de la Valette St. George, Symbolae ad Trematodum evolutionis historiam. Berolini 1855.
12) Moulinié, De la reproduction chez les Trématodes endo-parasites. Genève 1856.
13) R. Wagener, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer. Natuurkundige Verhandelingen. Haarlem 1857.
14) Pagenstecher, Trematodenlarven und Trematoden. Heidelberg 1857.
15) Leuckart, Die menschlichen Parasiten. 1863.
16) Leuckart, Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels.
    a) Archiv für Naturgeschichte. XLVIII, 1. Bd.
    b) Zool. Anzeiger 1881, Nr. 99.
    c) Zool. Anzeiger 1882, Nr. 122.

17) G. Ercolani, Dell Adattamento Della Specie All' Ambiente. Nuove Richerche Sulla Storia Genetica Dei Trematodi. Bologna 1881.
18) Ernst Ziegler, Bucephalus und Gasterostomum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI.
19) J. Biehringer, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Würzburg. VII.
20) Hugo Schauinsland, Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden. Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft. Neue Folge. Bd. IX, 3. Heft.
21) Steenstrup, Über den Generationswechsel etc. 1842.
22) Isao Iijima, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung von Süßwasser-Dendrocoelen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XL.
23) Carl Grobben, Doliolum und sein Generationswechsel. Wien 1882.
24) Sommer, Die Anatomie des Leberegels Distomum hepaticum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIV.
25) Kerbert, Beitrag zur Kenntnis der Trematoden. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XIX.
26) Schneider, Untersuchungen über Plathelminthen. Bericht der oberhessischen Gesellsch. für Natur- und Heilkunde. 1873.
27) Minot, On Distomum crassicolle etc. Memoirs of the Boston Society of Natural History. III.
28) Looss, Beiträge zur Kentnis der Trematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLI.
29) Stieda, Beiträge zur Kenntnis d. Plattwürmer. Reichert und du Bois-Reymond's Archiv. 1867.
30) Taschenberg, Beiträge zur Kenntnis ektoparasitischer mariner Trematoden. Abhandlungen der naturf. Gesellschaft zu Halle. Bd. XIV.
31) Oken's Isis. 1831. p. 190.
32) van Beneden, Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Bruxelles 1870.
33) H. Ludwig, Über die Eibildung im Thierreiche. Würzburg 1874.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Buchstabenbezeichnung.

*aa*, Ausführungsapparat der Genitalorgane;
*am*, äußere muskulöse Schicht des Schwanzes;
*bg*, Bindegewebe;
*bn*, Bauchnerv;
*bz*, Blasenzelle;
*cb*, Cirrhusbeutel;
*cdr*, Cystendrüse;
*d*, Darm;
*dz*, Dotterzelle;
*eo*, Exkretionsorgan;
*ft*, Fetttropfen;
*g*, Ganglienzelle;
*gkz*, Körnerzelle;
*go*, Geburtsöffnung;
*grz*, Grenzzelle;
*gz*, Genitalzelle;
*h*, Hautschicht;
*hdr*, Hautdrüse;
*hm*, Hautmuskelschicht;
*hst*, Halsstacheln;
*im*, innere muskulöse Schicht des Schwanzes;

*kz*, Keimzellen;
*lc*, Laurer'scher Kanal;
*me*, Meristem- oder Urparenchymzellen;
*n*, Nervensystem;
*nc*, Nervenkommissur;
*ns*, Nervenscheide;
*o*, Ei;
*oe*, Ösophagus;
*ov*, Ovarium;
*ovd*, Ovidukt;
*ovh*, Ovarialhülle;
*p*, Penis;
*pdr*, Prostatadrüse;
*ph*, Pharynx;
*pz*, Parenchymzellen (des Cirrhusbeutels);
*rn*, Rückennerv;
*rs*, Receptaculum seminis;
*sb*, Samenblase;
*sch*, Schuppen;
*sd*, Spermadukt;
*sdr*, Schalendrüse;
*sg*, Spermatogemme;
*sl*, Spermalocke;
*t*, Hoden;
*vh*, Vorhof;
*vn*, Vordernerv;
*vst*, Verbindungsstrang (zwischen Schwanz und Körper);
*wz*, Wandzelle;
*zr*, Zellreste.

## Tafel III.

### Cercaria armata.

Fig. 1. Cercaria armata, anatomische Verhältnisse.
Fig. 2. Stück einer Sporocyste mit Keimlager und Keimkugeln.
Fig. 3. Umriss einer jungen Cerkarie.
Fig. 4. Flächenschnitt durch eine junge Cerkarie.
Fig. 5. Medianschnitt durch eine junge Cerkarie.
Fig. 6. Querschnitt in der Gegend des Pharynx.
Fig. 7. Anlage von Darm und Mundsaugnapf.
Fig. 8. Querschnitt (Bauchnapf und Cystendrüsen).
Fig. 9. Querschnitt (hintere Körpergegend).
Fig. 10. Flächenschnitt (vor der völligen Ausbildung).
Fig. 11. Querschnitt durch den Schwanz.
Fig. 12. Längsschnitt durch das vordere Körperende.
Fig. 13. Anheftung des Schwanzes.
Fig. 14. Querschnitt (Blase und Hoden).
Fig. 15. Medianschnitt durch die ausgebildete Cerkarie.

### Distomum endolobum.

Fig. 16. Distomum endolobum, anatomische Verhältnisse.
Fig. 17. Weiblicher Geschlechtsapparat (vor der Geschlechtsreife).
Fig. 18. Querschnitt (Anlage des Cirrhusbeutels).
Fig. 19. Querschnitt (Anlage von Schalendrüse und Eileiter).
Fig. 20. Längsschnitt durch den Penisbeutel.
Fig. 21. Querschnitt (Ovarium und Schalendrüse).
Fig. 22. Querschnitt (Penis und Eileiter).
Fig. 23. Hoden.
Fig. 24. Flächenschnitt durch Ovarium und Schalendrüse.

### Distomum clavigerum.

Fig. 25. Distomum clavigerum, anatomische Verhältnisse.
Fig. 26. Längsschnitt durch den Cirrhusbeutel.

Fig. 27. Weibliche Genitalorgane vor der Geschlechtsreife.
Fig. 28. } Hautschuppen.
Fig. 29. }

Cercaria echinata.

Fig. 30. Cercaria echinata, anatomische Verhältnisse.
Fig. 31. Junge Redie, Horizontalschnitt.
Fig. 32. Horizontalschnitt durch die ausgebildete Redie.
Fig. 33. Horizontalschnitt durch die ausgebildete Cerkarie.
Fig. 34. Querschnitt (Bauchsaugnapf).
Fig. 35. Medianschnitt durch die mittlere Körperpartie.
Fig. 36. Querschnitt durch den Schwanz.

# VITA.

Am 22. August 1861 wurde ich, Fritz Georg Wilhelm Schwarze, in Harburg a/Elbe geboren. Den ersten Unterricht erhielt ich in der Vorschule meiner Vaterstadt. Sodann besuchte ich die Realschule I. Ordnung daselbst von Ostern 1870 bis Ostern 1881. Nachdem ich das Reifezeugnis erlangt hatte, bezog ich die Universität Jena, um daselbst Naturwissenschaften zu studiren. Am 1. Oktober 1881 trat ich als Einjährig-Freiwilliger in das dortige Füsilier-Bataillon des 5. Thür. Inf.-Regiments Nr. 94 ein und wurde am 1. Oktober 1882 mit der Qualifikation zum Reserve-Officier entlassen. Im April 1883 ging ich nach Leipzig, um dort meine Studien fortzusetzen.

Ich hörte die Vorlesungen der Herren Professoren DrDr. Chun, Haeckel, Hankel, Hallier, O. Hertwig, Hofmann, Klein, Kolbe, Leuckart, Marshall, Mayer, von Richthofen, Schäffer, Schenk, A. Schmidt, Stahl, Weddige, Wiedemann, Wundt, Zirkel, so wie der Herren Privatdocenten Dr. Fraisse, und Dr. Gaule.

Ferner betheiligte ich mich an praktischen Übungen in den Laboratorien der Herren Professoren DrDr. Leuckart, Reichardt, Schäffer, Stahl, Wiedemann und des Herrn Dr. Fraisse.

Es sei mir gestattet, den genannten Herren an dieser Stelle meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 16.
Fig. 17.
Fig. 18.
g.z.
h.z.
k.z.
me
u.z.
n.c.
n.s.
g.
ph.
a.m.
i.m.
b.z.
h.m.
sch.
v.n.
r.n.
c.dr.
v.h.
n.
ph.
n.s.
b.z
b.n
sb.
ce.
h.dr.
d
ce.
t.
ov.d.
d.z.
sb.
c.b.
ov.
sdr.
l.c.
o
e.o
ce
fe.
n.
bz.
grz.
d.
c.dr.
aa.
ov.
f.t.
t.
bg.
mc.
p
p.z.
ovd
s.dr
ovd.
z.r
Verlag von Wilh. E

mann in Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.